Ausgegeben am 1. Dezember 1943.

(Aus dem Morphologisch-biologischen Institut der Universität in Zagreb).

Modifikationen und Rassen von Everes argiades Pall. und ihre Beziehungen zu den klimatischen Faktoren ihrer Verbreitungsgebiete.

Von Prof. Dr. **Zdravko Lorković.**

Mit 3 Textabbildungen und Tafel XXIII—XXVII.

Inhaltsübersicht: Seite

I. Einleitung und Fragestellung 431
II. Material und Methodik 433
III. Modifikabilität der E. argiades 435
IV. Die Systematik der geographischen Rassen von E. argiades . . 439
1) Europäische und westasiatische Rassen 441
2) Ostasiatische Rassen 445
3) Nordindische Rassen und verwandte Arten 454
V. Morphologisch-variationsstatistisches Kriterium der Rasse . . . 459
VI Die Beziehungen der Rassenmerkmale zum Klima 464
VII. Die Rassenmerkmale im Lichte der Wright'schen Formel und der Eliminationshypothese Reinigs 470
VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse 477
Schrifttum 478

I. Einleitung und Fragestellung.

In letzter Zeit wurden einige neue genetisch-evolutionistische Hypothesen aufgestellt, die dadurch, daß sie dem Zufall eine große Rolle im Evolutionsprozeß beimessen, die Ansicht über die Rolle der Selektion als den Evolutionsfaktor ins Schwanken gebracht haben. Die Wright'sche Formel und die Reinig'sche Eliminationshypothese stellen die bekannten „Klimaregeln" in Frage, die dem Selektionseinfluß des Klimas auf die Mutationen die Differenzierung der geographischen Rassen zuschreiben. Da es sich bei der Beurteilung der Richtigkeit dieser Hypothesen in erster Linie um die Untersuchung der Populationen handelt, haben die Systematik und die Biogeographie neuerdings dadurch

MAY 20 1949

wieder an Interesse gewonnen, aber diesmal nicht mehr als selbständige Disziplin, sondern in engster Verbindung mit Genetik und Ökologie. Aber die allermeisten Einzelergebnisse solcher systematisch-biogeographischer Forschungen auf ökologischer Basis beziehen sich nur auf die in vergleichender Methode gewonnenen formalen Zusammenhänge, während die kausalen in der Mehrzahl der Fälle unbekannt bleiben. Die Richtigkeit der klimatischen Regeln wird an den Objekten (Arten und Rassen) der verschiedensten systematischen Gruppen nachgeprüft, für welche die Wirkungsart der einzelnen klimatischen Faktoren nicht direkt, sondern nur durch Analogie aus anderen, größtenteils nicht gerade besonders genau festgestellten Verhältnissen bekannt ist. Um die kausalen Beziehungen zwischen Klima und Merkmalen der geograpischen Rassen prüfen zu können, ist es nötig, in einer viel größeren Zahl der Fälle die Wirkung der Außenfaktoren auf die betreffende Art oder Gattung — also auf experimentellem Wege — zu prüfen. Daß solche Methode in vielen Fällen nicht leicht, wenn nicht sogar unmöglich ist, das ist klar. Aber unter den Insekten, besonders den Schmetterlingen, haben wir für solche experimentellen Untersuchungen ein sehr geeignetes Objekt, denn die Schmetterlinge sind einerseits systematisch sehr gut erforscht, und andererseits lassen sie sich infolge der leichten Aufzucht leicht zu experimenteller Forschungsarbeit verwenden.

Dennoch werden die Schmetterlinge verhältnismäßig selten als Beispiele solcher Untersuchungen und Zusammenhänge herangezogen. Es ist ein bedauerliches Zeichen, daß soviele mühevolle Einzelarbeit, die doch letzten Endes der Wissenschaft dienen sollte, ihren Zweck nicht erfüllt hat. Der Grund dafür liegt in der noch immer vorherrschenden rein beschreibenden Richtung und der ganz speziellen Aufgabe der Arbeit der Mehrzahl der Lepidopterologen, die die allgemeinen Fragen in der systematischen Arbeit ganz außer Acht lassen. Diese Abhandlung will deswegen zeigen, wie rein systematische Arbeit mit den biologischen Problemen von allgemeiner Bedeutung verbunden werden kann.

Die in den letzten Jahren von einigen deutschen Reisenden und Forschern eingebrachten reichen Ausbeuten an Schmetterlingen aus den am wenigsten bekannten Gebieten Chinas und Tibets haben unsere Kenntnisse von der geographischen Verbreitung einzelner Schmetterlingsarten sowie ihrer Rassenkomplexe

in weitem Maße vervollständigt, womit auch die notwendige Unterlage für monographische Bearbeitung einzelner Arten und Artengruppen geschaffen wurde. Auch die vorliegende Bearbeitung der geographischen Rassen von *Everes argiades* ist durch die erwähnten Ausbeuten wesentlich gefördert worden.

Die vorliegende Arbeit stellt somit in erster Linie eine systematische Bearbeitung des ganzen bekannten Rassenkomplexes der *E. argiades* sowie einiger mit ihr nächstverwandten und häufig verwechselten Arten dar. Aus den so gewonnenen Tatsachen einerseits, den experimentell erhaltenen Ergebnissen über die durch Außeneinflüsse hervorgerufenen Modifikationen der Art andererseits werden dann an Hand des Vergleiches die Beziehungen der Rassenmerkmale und Rassenareale zu den klimatischen Verhältnissen ihrer Verbreitungsgebiete gefolgert, wie sie auch durch die Wright'sche Formel und Reinig'sche Eliminationshypothese zu erklären versucht werden.

II. Material und Methodik.

Außer meinem eigenen, hauptsächlich in Kroatien, vereinzelt auch in Serbien und Südfrankreich gesammelten *argiades*-Material, verdanke ich das übrige einer Reihe von Herren und Institutionen, die es mir bereitwilligst zu Untersuchungen zur Verfügung gestellt haben. Es sind dies die Herren H. Beuret (Basel), Dr. B. Gussich (Zagreb), J. Hafner (Laibach), H. Kolar (Wien), E. Pfeiffer (München), J. Stach (Krakau), Dr. A. Schmidt (Budapest) und H. Stempffer (Paris); ferner folgende Institutionen: das kroatische Naturhistorische Volksmuseum in Zagreb, das Landesmuseum in Sarajevo, die Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates in München, das Zoologische Museum in Berlin und das Naturhistorische Museum in Wien. Weiterhin förderte, wie eingangs erwähnt, diese Arbeit ganz besonders das reichhaltige und mit genauen Orts- und Fangdaten versehene Material, das in den Jahren 1936 bis 1938 von H. Höne und J. Klapperich in verschiedenen, zum Teil schwer zugänglichen Gegenden Chinas gesammelt wurde, sowie dasjenige von R. Mell aus Südchina. Die vorliegende Arbeit stellt somit gleichzeitig die systematische Bearbeitung dieses Materials dar, das in den Sammlungen des Museum Alexander König in Bonn und im Zoologischen Museum in Berlin aufbewahrt ist.

Allen den genannten Herren, sowie den meine Arbeit durch Überlassung von Material unterstützenden Herrn an den erwähn-

ten Institutionen: Herrn Dr. K. Babić, Dr. W. Apfelbeck, Dr. W. Forster, Prof. Dr. M. Hering, Dr. A. v. Jordans und Dr. H. Zerny sei mein aufrichtiger Dank ausgesprochen.

Ich bedauere, daß es mir während meines Aufenthaltes in Paris im Jahre 1936 nicht ermöglicht worden ist, auch die Lycaeniden-Sammlungen des Musée d'Histoire Naturelle zu Gesicht zu bekommen, wie ich es auch sehr bedauere, daß ich nicht in den mir entgegenkommendst zur Verfügung gestellten Sammlungen des British Museum in London die *Everes* zu untersuchen Zeit hatte.

Die Untersuchungen mußten sich ausschließlich auf totes Material beschränken, da die Beschaffung lebender Tiere von außereuropäischen Rassen nicht möglich war. Da infolgedessen die Analyse der wichtigsten (physiologischen) Kriterien der Rasse — die Paarungsmöglichkeit zwischen den Rassen und die Fertilität ihrer Bastarde — unterbleiben mußte, wurden die systematischen Verhältnisse aus der geographischen Verbreitung, den morphologischen und den variationsstatistischen Eigenschaften der betreffenden Formen geschlossen. Zum Zwecke möglichst objektiver Eingliederung der einzelnen Formen in bestimmte systematische Kategorien wurden außer den von Rensch (1929, 1934) zusammenfassend dargestellten systematischen Prinzipien noch meine im Anschluß an Du Rietz (1930) in der vorhergehenden Arbeit (1942) kurz aufgeworfenen morphologisch-variationsstatistischen Kriterien der Spezies angewendet und auf die Kategorie der Rasse ausgedehnt.

Wenn von Rassen gesprochen wird, so setzt man die Erblichkeit ihrer Merkmale voraus. Nun ist uns aber über die Erblichkeit der geographischen Rassen bei Schmetterlingen trotz einer Menge beschriebener „Rassen" nur sehr wenig Positives bekannt. So liegen uns auch bei *E. argiades* keine genügenden Beweise dafür vor, daß die Merkmale seiner geographischen Rassen erblich wären. Im Gegenteil, bei *argiades* kommt ein ziemlich ausgesprochener Saisondimorphismus vor, und die geographischen Formen lassen sich größtenteils im Sinne einer modifikatorischen Wirkung der klimatischen Faktoren deuten. Ohne experimentelle Unterlage würden wir kaum in der Lage sein, ein endgültiges Urteil über die Rassennatur solcher geographischen Formen zu fällen, und nur aus verschiedenen indirekten Hinweisen wird man mit mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit auf die Erblichkeit einzelner Rassenmerkmale schließen können.

Da für solche Untersuchungen die Kenntnis der Modifizierbarkeit der Art unter äußeren Einflüssen unerläßlich ist, sind zuerst Versuche über die Wirkung verschiedener Temperaturen auf das Flügelmuster von *E. argiades* angestellt worden.

III. Modifikabilität der E. argiades.

Daß die äußeren Einflüsse stark umbildend auf die Art einwirken müssen, läßt sich schon auf Grund des bedeutenden Unterschiedes, der zwischen der Frühjahrsgeneration einerseits und den zwei bzw. drei Sommergenerationen andererseits besteht, schließen. Der Unterschied ist so groß, daß Bergsträsser die Frühjahrsgenerationen von *E. argiades* unter dem Namen *polysperchon* als eigene Art beschrieben hat und die Form auch später noch lange Zeit mit *E. alcetas* Hffgg. (*coretas* Ochs.) verwechselt wurde.

Der Unterschied zwischen der Frühjahrs- und Sommergeneration darf in der Regel nicht direkt auf die Witterungsunterschiede des Frühjahrs und Sommers zurückgeführt werden, sondern hat seinen Grund meistens in dem besonderen physiologischen Zustand, dem Winterschlafe (Diapause), der unabhängig von der Temperatur ist. Aber aus einem durch Winterschlaf hervorgerufenen Saisondimorphismus kann indirekt auch auf Veränderlichkeit der Art durch Temperatureinflüsse geschlossen werden, da im Grunde genommen die Ursache der Veränderung bei Winterschlaf und Kältewirkung — wie Süffert (1924) und mit ihm übereinstimmend auch ich (1928) gefunden haben — dieselbe ist: Verlangsamung der Entwicklung, die in beiden Fällen gleiche Veränderung der Flügelpigmentierung zur Folge hat.

Nun besteht bei *E. argiades* wie auch bei den übrigen europäischen Everiden die verhältnismäßig seltene Ausnahme, daß bei dieser Art die erwachsene Raupe überwintert und sich im Frühjahr, ohne weitere Nahrung zu sich zu nehmen, verpuppt. Die Puppenentwicklung und die in deren Anfangsstadium fallende sensible Periode, von der die künftige Flügelzeichnung abhängt, wird somit nicht mehr von dem Latenzzustand des Winterschlafes ergriffen, wie das sonst bei den Puppenüberwinterern stets der Fall ist, sondern verläuft offensichtlich unter normalen Lebensverhältnissen. Das abweichende Aussehen der Frühjahrsgeneration muß somit entweder durch den Einfluß äußerer Faktoren oder durch eine mit dem Winterschlaf zusammenhängende Veränderung entstanden sein. Daß die Folgen des Winterschlafes

nur eine untergeordnete Rolle spielen und der weitaus größte Teil der *polysperchon*-Merkmale durch niedere Temperatur hervorgerufen wird, haben die Versuche bestätigt.

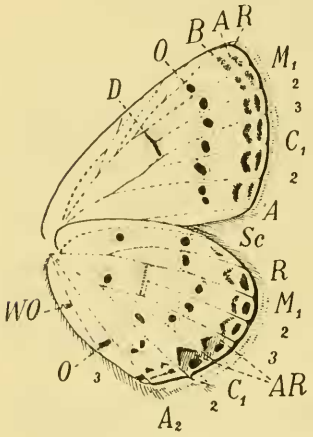

Abb. 1. Schema der Flügelzeichnung und des Geäders der Gattung *Everes*.
D. = Diskoidalfleck (Mittelfleck);
O = Ozellen-(Augen-)fleckenreihe;
Wo = Wurzelozellenflecke;
B = Bogenfleckenreihe;
A = äußere Fleckenreihe;
R = Randbinde;
AR = Analrot.

Das Geäder:
M = Media, C = Cubitus,
A = Analis, Sc = Subcosta,
R = Radius.

Die Unterschiede zwischen der Frühjahrsgeneration *polysperchon* und der Sommergeneration *argiades* lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Frühjahrsgeneration bedeutend kleiner ist und im allgemeinen schwächere schwarze und gelbrote Pigmentierung in den meisten Zeichnungselementen zeigt als die Sommergeneration. Die Größe (Flügelspannweite) der Frühjahrsfalter schwankt zwischen 18—22—24 mm (die mittlere Zahl stellt die häufigste dar), die der Sommerfalter zwischen 24—27—30 mm in der ersten, 18—25—29 mm in der zweiten und dritten Sommergeneration. Wie weiter unten gezeigt wird, ist der Größenunterschied das einzige Merkmal, das durch den Einfluß des Winterschlafs entstanden ist. Die Zeichnungsmerkmale der Frühjahrsgeneration sind 1.) Die geringe, manchmal fast verschwindend kleine rotgelbe Analfärbung auf der Unterseite der Hinterflügel (Taf. XXIII, 4, 5. Taf. XXIV, 1—4). 2.) Die kleineren schwarzen Flecke der äußeren Fleckenreihe und der Bogenreihe. 3.) Die besonders auf den Hinterflügeln etwas kleineren Augenflecke. 4.) Die metallglänzenden Flecke zwischen dem Analrot und den schwarzen runden Flecken der äußeren Fleckenreihe. Das ist ein beinahe konstantes Merkmal, da diese Flecke bei asiatischen Faltern stets, bei europäischen fast stets der Sommergeneration fehlen. 5.) Die Schwänzchen der Hinterflügel sind kürzer als bei der Sommergeneration. Auf der Oberseite ist das ♂ der Frühjahrsgeneration etwas lichter blau, was ebenso

seinen Grund in den weniger zahlreichen schwarzen Schuppen hat, während die Sommerfalter dunkelviolettblau sind. Außerdem ist auch der schwarze Rand etwas schmäler als bei der Sommergeneration. Es sind aber in erster Reihe die Weibchen, die sich oberseits in beiden Generationen am meisten unterscheiden, da die Frühjahrstiere stets mehr oder weniger in der Wurzelhälfte der Vorderflügel und in dem Außenteil der Hinterflügel beschuppt sind (Taf. XXIII, 5, Taf. XXIV, 2, 4). Bei den Weibchen der Sommergeneration findet man dieses Merkmal nur selten und ganz schwach entwickelt und zwar meistens in der ersten Sommergeneration (Taf. XXIV, 6).

Die angeführten Merkmale gelten für die europäische und die westasiatische Rasse, kommen aber größtenteils auch bei den ostasiatischen Rassen *hellotia* und *merisina* vor.

Durch Versuche ließ sich nun feststellen, daß die Unterschiede der Frühjahrs- und Sommergeneration durch Einwirkung verschiedener Temperatur auf die Puppen entstehen. Frühjahrspuppen, die der Nachkommenschaft mehrerer im Freien gesammelter ♀♀ angehörten, sind 6 Stunden nach ihrer Verpuppung 5 Tage lang einer Temperatur von 26° C ausgesetzt worden und ergaben dann Falter vom Aussehen der Sommertiere (Taf. XXIII, 1, 2). Auf der Unterseite sieht man auf den Vorderflügeln die großen schwarzen Flecke der Bogenreihe, auf den Hinterflügeln das breite Analrot ohne metallglänzende Flecke. Das ♀ hat oberseits fast keine blaue Schuppen. Nur die Größe der Tiere ist normal für die Frühjahrsform, was sich nicht vermeiden läßt, da die geringere Größe als eine Folge der Diapause der Raupen geblieben ist. Wie aber aus dem Vergleich mit *E. alcetas* und *E. decolorata* hervorgeht, die ebenso als erwachsene Raupen überwintern und trotzdem fast keinen Größenunterschied in den Generationen aufweisen, wird die geringere Größe der *argiades*-Raupen nicht die Folge des Säfteverlustes während der Überwinterung sein, sondern noch einen anderen Grund haben müssen. Tatsächlich erreichen die Raupen vor der Überwinterung nicht ihre vollständige Größe, als ob der Eintritt der Diapause noch kurz vor der vollständigen Entwicklung der Raupe eingetreten wäre.

Daß gelegentlich auch in der Natur unter der Frühjahrsgeneration Falter der Sommerform erscheinen können, beweist der Fall eines verspäteten ♂ vom 14. Mai 1931 (normales Frühjahr), das außer seiner kleinen Gestalt sonst kein anderes Merkmal der Frühjahrsform zeigt (Taf. XXIII, 3).

Ebenso wie durch Einwirkung hoher Temperatur auf die Frühjahrspuppen anstatt der Frühjahrsform die Merkmale der Sommerform hervorgerufen werden, sind auch umgekehrt aus den Sommerpuppen durch Wirkung der Kälte Falter mit ausgesprochenen Merkmalen der Frühjahrsgeneration entstanden. 6 bis 14 Stunden (bei 25° C) alte Puppen wurden 20 Tage lang der Temperatur von 8—10° C ausgesetzt. Wie aus der Abbildung (Taf. XXIII, Us 8, 9) hervorgeht, sind dadurch die analroten Flecke der Hinterflügelunterseite stark reduziert, ja sogar fast ganz zum Verschwinden gebracht und an deren Stelle die metallglänzenden Flecke getreten. Die Bogenfleckenreihe wurde ebenso stark reduziert. Auf der Oberseite tragen die ♂♂ schmäleren schwarzen Außenrand, besonders auf den Hinterflügeln, wo klar zu ersehen ist, wie die Randbinde eigentlich aus zwei Elementen zusammengestellt ist: einer Punktreihe, die der äußeren Fleckenreihe der Unterseite entspricht, und der eigentlichen, ganz schmalen Randbinde (Taf. XXIII, Obs. 8, 10). Bei der Wärmeform sind diese beiden Elemente stark entwickelt und fließen dadurch in eine Binde zusammen, während sie bei der Kälteform infolge beschränkten Ausmaßes getrennt auftreten (Taf. XXIII, Obs. 1, 3, 6).

Bei diesen Versuchen hat sich die bereits von Süffert gemachte Feststellung bestätigt, daß von dem Determinationsstrom zuerst die Unterseite und dann erst die Oberseite getroffen wird, da die extrem reduzierte Randbinde bei einem Falter eintrat, dessen Puppe erst im Alter von 40 Stunden der Kälte ausgesetzt wurde. Die Unterseite dieses Falters war dagegen fast normal, da die sensible Periode für die Unterseiten-Zeichnung bereits vorbei war (Taf. XXIII, 10).

Sehr auffallend ist die Oberseite der weiblichen Falter. Alle sind vorwiegend blau gefärbt, sind also ziemlich extreme Frühjahrsweibchen (Taf. XXIII, Obs. 9). Zu erwarten waren aber auch ganz blaue Weibchen, was auch wohl erreicht worden wäre, wenn die Puppen noch längere Zeit in der Kälte geblieben wären, da die sensible Periode für die Oberseite nach 22 Tagen noch nicht ganz vorbei war.

Wenn sich somit durch Einfluß der Kälte auf Sommerpuppen alle Merkmale im Sinne der Frühjahrsform entwickelt haben, so brachte der Versuch noch ein unerwartetes Ergebnis: alle Falter haben entweder ganz oder sehr stark reduzierte Augenflecke. Die Frühjahrsform hat aber entweder normale oder nur wenig verminderte Augenflecke. Zur Klärung dieses Umstandes werden

noch weitere Versuche notwendig sein. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die in der Natur herrschenden täglichen Temperaturschwankungen eine etwas andere Wirkung haben können als gleichmäßig niedrige Temperatur.

Alle Kontrollpuppen — die Hälfte der Nachkommen desselben Weibchens, dessen Puppen für den Kälteversuch verwendet wurden — die sich in der Temperatur von 22—25° C entwickelt haben, ergaben normale Sommertiere, darunter auch zwei ♀♀, die für die Gegend die extremste Entwicklung des Analrots zeigen. Drei ♀♀ waren oberseits ganz schwarzbraun und vier trugen nur Spuren blauer Färbung im Wurzelteil der Vorderflügel und im Analteil der Hinterflügel (Taf. XXIII, 6, 7).

Es wurden weiterhin Versuche ausgeführt, wo Frühjahrspuppen Ende Januar und im Februar 3 Wochen lang tiefen Temperaturen von knapp 10° C und darunter ausgesetzt waren. Falter, die aus solchen Puppen schlüpften, trugen durchwegs den potenzierten Charakter der Frühjahrsgeneration: Männchen mit oberseits schmalem schwarzem Rand, besonders auf den Hinterflügeln, und fast ganz blaue Weibchen (Taf. XXIII, 4, 5). Außerdem sind bei einigen Faltern die Augenflecke der Hinterflügel auf wenige Reste reduziert.

So kann als bewiesen gelten, daß für den Unterschied zwischen der Frühjahrs- und Sommergeneration die Temperatur verantwortlich ist. Durch die Versuche ist uns somit auch die Modifizierbarkeit der Art innerhalb normaler Temperaturschwankungen in groben Zügen bekannt geworden, was für das Verständnis der Rassenmerkmale von Wichtigkeit ist.

IV. Die Systematik der Rassen und Formen von E. argiades Pall.

Die Systematik der geographischen Rassen von *E. argiades* und die Abgrenzung der Art gegenüber anderen verwandten Arten war bisher eine recht mangelhafte und unrichtige. In der ersten zusammenfassenden Darstellung der Formen von *E. argiades* in Seitz's Werk (1909, 1914) waren 5 Arten vollkommen durcheinander geworfen. Nicht viel Besseres kann auch über das Supplement des Werkes (1930) gesagt werden. Die Darstellung Evans (1935) in „Identification Ind. Butterfl." ist zwar unvergleichlich besser als die vorerwähnte, aber auch sie scheint mir nicht befriedigend; Evans kommt zu ganz eigentümlichen Er-

gebnissen, die von den meinigen stark abweichen. Kein anderer Autor hat sonst die Art als Ganzheit erfasst, obwohl einzelne die spezifischen Verhältnisse richtig erkannt haben. So bestand die erste Aufgabe der vorliegenden Arbeit darin, Klärung in die systematischen Verhältnisse der *argiades*-Rassen wie auch aller der mit *E. argiades* in irgendeinen Zusammenhang gebrachten Arten zu bringen.

In der Abhandlung „Artberechtigung von *Everes argiades* Pall., *E. alcetas* Hffgg. und *E. decolorata* Stgr." (1938/42) ist auf Grund morphologischer, physiologischer, cytologischer, ökologischer und variationsstatistischer Angaben der Beweis für die spezifische Verschiedenheit der genannten Formen im nordwestlichen Kroatien erbracht worden. Dieses Ergebnis wurde noch durch ein allgemein anwendbares morphologisch- variationsstatistisches Kriterium der Art bekräftigt. Damit ist ein fester Boden für weitere Untersuchungen - die Ermittlung der Rassenkomplexe dieser Arten - geschaffen worden, dessen Kenntnis die Grundlage zur richtigen Beurteilung des gegenseitigen Verhaltens dieser Art in ihrem ganzen Verbreitungsgebiet darstellt. In der vorliegenden Arbeit werden die Formen, besonders die Rassen von *E. argiades*, aber auch die mit dieser Art verwandten südöstlichen asiatischen Arten behandelt.

Grosse Schwierigkeiten bereitet bei den Untersuchungen der Rassen die alte und ältere Literatur mit ihren zwar immer weitläufigen, aber nicht vergleichenden Beschreibungen, aus denen häufig nicht mehr als die Gattungszugehörigkeit der fraglichen Formen zu entnehmen ist. Trotzdem sind solche - manchmal gänzlich wertlose - Urbeschreibungen wegen der Nomenklaturregeln nicht zu umgehen, sodaß man außerordentlich viel Zeit verliert, ohne damit Wesentliches zu erreichen. Abbildungen, besonders gute, sind meistens nicht vorhanden, die Typen nicht zu haben, und so steht man manchmal verzweifelt und ohne jede Aussicht auf Klärung vor einem Rätsel. So sehr ich mich auch bemühte, hinter den leeren Beschreibungen die Merkmale der entsprechenden Rassen herauszufinden, bleibt doch die vorliegende Darstellung der *argiades* - Rassen und Formen nomenklatorisch mangelhaft und unsicher. Die Namen sind aber nicht das Wesentliche; ich überlasse sie gerne Anderen, denen die seltene Literatur leichter zugänglich ist als mir.

1. Europäische und westasiatische Rassen.

Ganz Europa und der westliche Teil Asiens bis zum Baikalsee wird von der typischen Rasse *argiades argiades* bewohnt. Nur in den an das zentralasiatische Massiv angrenzenden Gebirgsketten haben sich zwei eigene Rassen ausgebildet, von denen eine noch weiterer Erklärung bedarf.

1. Die europäisch - sibirische Population zeigt nur geringe geographische Verschiedenheiten, die sich ausschließlich auf die Merkmale zurückführen lassen, die die Frühjahrsgeneration von der Sommergeneration unterscheiden. Die Unterschiede beziehen sich fast nur auf die Sommergeneration, während die Frühjahrsgeneration meines Wissens nirgens irgendwelche geographisch gebundene Formen zeitigt. Diese Eigentümlichkeit findet ihre Erklärung darin, daß sich nur die Sommergeneration unter verschiedenen klimatischen Einflüssen zu entwickeln hat, während die Umwelteinflüsse, die das Gepräge der Frühjahrsgeneration bedingen, in diesen geographischen Breiten weit einheitlicher als die des Sommers sind. Die für das Erwachen und Verpuppen der *argiades*-Raupen notwendig minimale Temperatur ist nämlich überall die gleiche, nur tritt sie in verschiedenen Gebieten zu verschiedener Zeit auf, im allgemeinem im Süden früher als im Norden. Es ist aber belanglos, ob die während der sensiblen Puppenperiode herrschende Durchschnittstemperatur von etwa 11° C im März oder Mai wirkt, da die Flügelzeichnung nicht von der Jahreszeit an sich, sondern nur von der Temperatur abhängt. So ist verständlich, daß auch die Falter der Frühjahrsgeneration überall gleich sein werden (Taf. XXIV, 1, 4). Anders aber steht es mit der Sommergeneration. Im Norden und Nordwesten Europas werden nie so hohe Sommertemperaturen erreicht wie im Süden und im kontinentalen Osten, und somit ist es verständlich, daß in den Gebieten mit niederer Sommertemperatur auch die Sommerform der Frühjahrsform ähnlicher sein wird als im Süden. So sind bei den Sommertieren nördlich und östlich der Alpen die schwarzen Zeichnungselemente im allgemeinen schwächer ausgebildet und das Analrot der Unterseite ist auch weniger breit und intensiv. Während nämlich bei den Sommerfaltern aus Südtirol, Ungarn, Kroatien, Nordserbien, Albanien und Südrußland das Analrot nicht nur in den beiden Zellen C_1 C_2 und M_3 C_1 zu einer Binde zusammenfließt, sondern nicht selten auch in die Zelle M_2 M_3 hinübergreift, bleibt dieses Gelbrot bei den Faltern

aus Bayern, Norddeutschland, der Umgebung von Wien und aus Südpolen meistens auf die zwei erstgenannten Zellen beschränkt und ist soviel geringer, daß es in jeder Zelle als getrennter Fleck bleibt (Taf. XXIV, 4). Auch oberseits zeigen sich die Zeichen der Frühjahrsform, indem die Weibchen im Wurzelteil der Vorderflügel bläulich angeflogen sind. In nördlichen Gebieten (Bayern, Regensburg, Norddeutschland) kommen unter der Sommergeneration nicht selten Falter vor, die unterseits ganz das Gepräge der Frühjahrsform haben. Die Frühjahrstiere zeigen aber keine merkbaren Unterschiede gegenüber den Tieren südlicherer Gebiete. Es ist wohl anzunehmen, daß dieses Frühjahrsgepräge der Sommertiere des nördlichen Mitteleuropas nur durch die niedrigere Sommertemperatur dieser Gebiete verursacht wird, also eine Modifikation ist, obwohl ein direkter experimenteller Nachweis dafür nicht besteht. Aber durch Aufzucht der Puppen aus dem südlicheren Gebiet (Zagreb) in einer Temperatur von 16° C sind den nördlichen ähnliche Sommerfalter gewonnen worden.

Pallas hat bei der Beschreibung der *argiades* wahrscheinlich eine mittel- oder südrussische Form vor sich gehabt, sodaß als Typus die reicher gezeichnete Form gelten muß (Taf. XXIV, 7, 8). Die nordwestlichere ärmer gefärbte Modifikation könnte den Namen f. **modestus** f. n. erhalten, mit Betonung, daß es sich um keine erbliche Rasse handelt (Taf. XXIV, 5, 6).

Von Mitteleuropa über die Ukraine (Kiew, Ziromir), Krim (Simferopol) einerseits über den Kaukasus (Leila-Kette, Svanetien) bis zur Westküste des Kaspischen Meeres (Lenkoran) und Kleinasien (Amasia), andererseits im Transkaspischen Gebiet bis an die Grenze der turkestanischen Wüste, bei Petro Alexandrowsk am Amu-Darja (coll. Sheljuzhko) und weiter östlich längs der großen Bergketten des Tienschan, Ala-tau (Wjernyj) und des Altai-Gebirges bis zum westlichen Sajan-Gebiet (Minussinsk), überall trifft man die typische *argiades*. Nur aus dem Ili-Gebiet von Kuldscha und Dscharkent liegt mir eine Form vor, die vielleicht eine erbliche Rasse ist.

2. Alle ♂♂ dieser Lokalität zeigen eine extreme Abschwächung der dunklen Zeichnungen, unter denen in erster Linie die Reduktion der Ozellenflecke ins Auge fällt. (Taf. XXIV, 10, 11). Viele Ozellen sind auf den Hinterflügeln entweder ganz oder auf wenige Reste reduziert; dagegen ist auf den Vorderflügeln die volle Zahl zwar erhalten geblieben, wie dies für *argiades* charakteristisch ist, aber der Umfang der Ozellen ist vermindert und die dunkle

Farbe blasser. Auch die dunklen Elemente der beiden äußeren Fleckenreihen sind manchmal kaum zu sehen, sodaß nur das Analrot etwas deutlicher erhalten bleibt. Die Form ist also nichts anderes als eine extreme *polysperchon*, da man ähnliche Stücke sehr selten auch unter der Frühjahrsgeneration der europäischen Populationen trifft, während sie bei Kuldscha anscheinend die Regel bilden. Die mir vorliegenden 7 Falter stammen aus der Sammlung Dr. O. Staudingers und tragen nur das Fangjahr, gehören aber ohne Zweifel der Frühjahrsgeneration an; von der Sommergeneration lag mir nur ein einziges ♂ Exemplar aus Dscharkent (westlich von Kuldscha) vor, das, entsprechend der Frühjahrsform, Verkleinerung der Ozellenflecke und des Analrots, aber sonst den Charakter der Sommergeneration zeigt. Die Analogie zwischen beiden Generationen scheint der Hinweis zu sein, daß es sich hier doch vielleicht um eine erbliche Rasse handelt. Diese Rasse (Frühjahrsgeneration) benenne ich **nuditurca** n., Holotypus: ♂ Kuldscha 1885. leg. Staudinger (Taf. XXIV, 10). Paratypen 2 ♂♂ Kuldscha 1890, in meiner Sammlung und 3 ♂♂ in der Sammlung Dr. O. Staudinger & A. Bang-Haas.

Die Sommergeneration der Rasse soll den Namen **postnuditurca** n. tragen. Holotypus: ♂ Dscharkent, Coll. Pfeiffer, München.

Nach einer brieflichen Mitteilung von Sheljuzhko soll bei Wjernyj (östlich von Dscharkent) *polysperchon* vorkommen, es wird sich aber sicher um *nuditurca* handeln.

3. **E. argiades decolor** Stgr. (1886). Während *nuditurca* doch nichts anderes als eine extreme Entwicklungsrichtung von *argiades* darstellt, hat sich an der Grenze des südöstlichsten Verbreitungsgebiets in Fergana eine eigentümliche Rasse ausgebildet, die in sich zum Teil Merkmale von *argiades* und *decolorata* vereinigt.

Die kurze Diagnose Staudingers erwähnt nur die grünblaue Färbung der ♂♂, wodurch sie mit *decolorata* übereinstimmt; das ist aber nicht die einzige Charakteristik dieser Form, obwohl sie die auffälligste ist. Dank dem Entgegenkommen des Herrn Sheljuzhko (Kiew), der mir im Jahre 1934 photographische Aufnahmen von 5 *decolor* seiner Sammlung überließ, sowie dank seiner ausführlichen Beschreibung der Färbung bin ich in der Lage, die Form genau zu beschreiben (Taf. XXV, 1—3).[1]) Der

[1]) Da mir die Stücke von *decolor* nicht zugänglich waren, bringe ich die ziemlich schlechten Aufnahmen von Sheljuzhko, vergrößert um 1/4 wie es die übrigen Aufnahmen sind.

Falter macht auf den ersten Blick den Eindruck eines Gemisches von *E. argiades* und *E. decolorata*. Unbestritten sind aber die meisten Merkmale von *argiades*, einige halten die Mittelstellung während wieder andere ganz an *decolorata* erinnern. Mit *argiades* haben sie gemeinsam die gerade Linie der Augenfleckenreihe der Vorderflügelunterseite, die wurzelwärts verschobene Stellung des 2. Augenfleckes der Hinterflügel und die stark entwickelten Flecke der Bogen- und Außenfleckenreihe. Eine Mittelstellung nimmt das weniger ausgedehnte Analrot ein, das die schwarzen Außenpunkte nicht erreicht, ein Merkmal, das sonst bei keiner *argiades*-Rasse vorkommt. Außerdem ist die Farbe mehr gelblich. Mit *decolorata* hat diese Rasse gemeinsam die breite, am Apex mehr gerundete Flügelform und die grünblaue Färbung der ♂♂, die noch lichter als bei *decolorata* aus Kroatien, aber weniger glänzend ist. Der schwarze Mittelfleck ist vorhanden, der schwarze Rand normal breit. Die ♀♀ sind ganz schwarz, ohne jede blaue Beschuppung, also wie bei *decolorata*, und mit 3—5 ziemlich deutlichen schwarzen Punkten im Außenrand der Hinterflügel. Keiner *Everes*-Art ähnlich soll die sehr helle grauweise Unterseite sein, die bei den ♂♂ beinahe weiß ist, bei den ♀♀ aber einen gelblichen Ton hat.

Drei von den 5 Exemplaren sind im Sommer gefangen (4. VII., 29. VII., 1. VIII. 1909), die anderen zwei tragen keine Daten, sind aber den übrigen gleich.

Diese eigenartige Form ist bisher nur in dem Becken von Fergana gefunden worden. Staudinger und Rühl-Heyne erwähnen sie von Margelan, und Herrn Sheljuzhko liegen ebenso drei Stücke vom selben Fundort und zwei aus der Nähe von Taschkent (Kauntshi und Kaufmanskaja) vor. Auf dem Areal von *decolor* ist weder *argiades* noch *decolorata* gefunden worden, was somit für ihre Rassennatur spricht. Aber wie aus der früheren Erwähnung hervorgeht, kommt schon einerseits bei Wjernyj, anderseits auf der Westseite der Kysyl-Kumo-Wüste bei Petro-Alexandrowsk die gewöhnliche *argiades* vor (Sheljuzhko).[1]) Zieht man aber in Betracht, daß das Fluggebiet der *decolor* von drei

[1]) In der Sammlung E. Pfeiffer findet sich ein *argiades* ♂ mit der Bezeichnung „Gultscha, Altai-Geb., 1600 m, Juli." Ein Ort Gultscha liegt aber gerade etwa 1600 m hoch südlich von Margelan am Nordabhang des Alai-tag. Wenn es sich hier um eine Verwechslung des Alai-Gebirges mit dem Altai handelt, hätten wir in der nächsten Nähe von *decolor* die typische *argiades*.

Seiten, von Norden, Osten und Süden von 4000—6000 m hohen Gebirgszügen, im Westen von der Wüste umschlossen ist, so ist die Isolation der *decolor* von *argiades* fast vollständig. Die Möglichkeit einer Artverschiedenheit ist damit aber noch nicht widerlegt. Leider sind mir die Genitalien der *decolor* zu einer Untersuchung nicht zugänglich gewesen, und so bleibt der Entscheid, ob es sich um eine Rasse oder um eine eigene Art handelt, noch offen.

2. Ostasiatische Rassen.

Die typische europäische *argiades* geht im Sajan-Gebirge und Transbaikalien in die ostasiatische Rasse *hellotia* Mén. über (Taf. II, 9). Aber sowohl in Transbaikalien wie auch im Amur- und Ussuri-Gebiet, mancherorts auch in Ost-, Südost- und Mittelchina kommen Falter vor, die ohne Lokalitätsangaben von den europäischen nicht zu trennen sind. Auch von Japan liegen mir Stücke vor, die mit den europäischen übereinstimmen. Aber neben solchen, ganz an europäische erinnernde Falter kommen bereits in Transbaikalien und dann regelmäßig weiter südöstlicher in der Mandschurei und ganz China lebhafter gefärbte Falter vor, die die charakteristische Rasse Ostasiens darstellen: *hellotia* Mén. bzw. *amurensis* R.-H.

Wenn auch Ménétriés Originalbeschreibung (1857) von *hellotia* ziemlich genau und ausführlich ist und durch eine gute Abbildung ergänzt wird, fehlt ihr, wie fast allen alten und älteren Beschreibungen, jede Zeitangabe, ohne die aber bei *argiades* die größte Verwirrung entstehen kann und auch geschaffen wurde. Dasselbe gilt auch für die Form *amurensis* R.-H., die außerdem durch eine knappere Beschreibung charakterisiert wurde. Erst der genaue Vergleich der Beschreibung und Abbildung von *hellotia* mit einer größeren Zahl asiatischer Falter hat mich zu dem Ergebnis geführt, daß *hellotia* Mén. und *amurensis* R.-H. nichts anderes als die Frühjahrs- und Sommergeneration ein und derselben Rasse sind. Die mir neuerdings zur Untersuchung überlassenen reichen Ausbeuten von H. Höne, J. Klapperich und R. Mell aus verschiedenen Gebieten Chinas mit genauen Orts- und Fangdaten haben das vollkommen bestätigt.

1. **E. argiades hellotia** Mén. (1857.)

(Taf. XXV, 4—7, Taf. XXVI, 1—4).

Weniger aus der Beschreibung als aus der guten, der Beschreibung beigegebenen Abbildung geht deutlich hervor, daß *hellotia* der Frühjahrsgeneration angehört. Eines der wesentlich-

sten Merkmale der ostasiatischen Frühjahrsform ist ihre Größe: sie ist nur ein wenig kleiner als die ihr zugehörende Sommergeneration, was einen auffälligen Unterschied gegenüber der kleinen europäischen Frühjahrsgeneration *polysperchon* darstellt (vergleiche Taf. XXIV, 1—4 und Taf. XXV, 4 – 7). Falter von 28 mm Spannweite, die sogar die europäische Sommerform an Größe übertreffen, sind keine Seltenheit; es kommen aber auch größere, bis 32 mm messende Stücke vor. Meistens variiert die Größe zwischen 24—27 mm, es gibt aber auf einem und demselben Gebiet auch kleinere Stücke, ja solche, die den kleinsten europäischen Faltern an Größe gleichkommen, da sie sogar 19 mm messen können. Von Tsing-tau und Nan-king liegen mir sogar nur kleine, 20—25 mm messende, an europäische *polysperchon* fast ganz erinnernde Falter vor (Coll. E. Pfeiffer, Mai; J. Klapperich, April, Mai).

Die typischen großen *hellotia*-Falter machen auf den ersten Blick den Eindruck der Sommergeneration, so stark und lebhaft sind sie gefärbt. Erst bei genauer Betrachtung und einem Vergleich mit den Stücken der Sommergeneration lassen sich die charakteristischen Merkmale der Frühjahrsgeneration herausschälen (Taf. XXVI, 1—4 und 8). Es ist dies die gleichmäßig helle weißliche Unterseite, die gegen den Außenrand der Vorderflügel nicht verdunkelt ist (wie in der Sommergeneration, Taf. XXVI, 5, 6, 7) weswegen sich von ihr die schwarzen Ozellenflecke scharf abheben. Besonders charakteristisch für die Frühjahrsform ist aber die Bogenfleckenreihe der Vorderflügelunterseite, da sie aus kleinen dunklen oder gar schwarzen, scharf begrenzten gebogenen Flecken besteht, wie dies auch bei der europäischen Frühjahrsform der Fall ist. Bei der Sommergeneration sind aber diese Bogenflecke nicht scharf, sondern verbreitert und verflossen und treten dadurch mit der äußeren Fleckenreihe in Verbindung. Diese äußere dunkelbraune Fleckenreihe ist bei der Frühjahrsform sehr reduziert, sodaß sie manchmal auch ganz fehlen kann (Taf. XXVI, 4). Das zweite sichere Erkennungszeichen dieser Frühjahrsform sind die metallglänzenden bläulichen Schuppen, die das Analrot von den zwei runden schwarzen Flecken der äußeren Fleckenreihe trennen. Diese glänzenden Schuppen sind bei der Frühjahrsform stets vorhanden, während sie bei der Sommergeneration in der Regel fehlen (Taf. XXVI, 5, 6, 7, 9, 10). Sie sind auch an den Lichtbildern als helle Flecke, die das Analrot von den äußeren Punkten trennen, erkennbar, während sie bei der

Sommergeneration nicht vorhanden sind. Dasselbe ist auch bei den europäischen Generationsformen der Fall, nur kommen bei *polysperchon* die Metallflecke wegen der Kleinheit der Tiere nicht so stark zum Vorschein wie bei der großen ostasiatischen *hellotia.*

Dasjenige Merkmal, das die ostasiatische Frühjahrsgeneration unserer europäischen Sommerform so ähnlich macht, ist das Analrot der Hinterflügelunterseite; es ist bedeutend stärker und breiter als bei *polysperchon* und übertrifft manchmal sogar das Rot unserer Sommergeneration. Trotzdem es so stark entwickelt ist, bildet es doch keine einheitliche Binde, sondern bleibt stets durch die Adern geteilt.

Auf der Oberseite haben die *hellotia* ♂♂ eine etwas breitere schwarze Saumbinde, als es die europäische Frühjahrsform hat. Das ♀ ist nach der Originalbeschreibung und Abbildung oberseits mit bläulichem Anflug an der Flügelwurzel. Solche Stücke kommen zwar vor (Taf. XXV, 7: *yerta* Fruhst.), aber meistens sind die ♀♀ ohne blaue Schuppen auf den Vorderflügeln (Taf. XXV, 5), und nur am Rande der Hinterflügel kommt häufiger schwache blaue Beschuppung, besonders als feine Umsäumung der schwarzen äußeren Punkte vor (Taf. XXV, 6). Die ostasiatischen Frühjahrsweibchen kommen somit durch das geringere Blau der Oberseite der Stammform wieder näher, die diese Färbung fast nie zeigt (Taf. XXV, 8). Außerdem zeichnen sich die *hellotia* ♀♀ durch zwei hellgelbrote halbmondförmige Flecke im Analteil der Hinterflügeloberseite aus, deren starke Entwicklung sich sogar bei den ♂♂ insofern bemerkbar macht, als manchmal bei den japanischen ♂♂ ein rötlicher Fleck vorzukommen pflegt.

E. argiades hellotia Mén. gen. aest. **amurensis** R.-H. (1895). (Taf. XXV, 8—10, Taf. XXVI, 5, 6, 7). Originalbeschreibung: „Große Exemplare, mit sehr gleichmäßig weißgrauer Unterseite, Flügelwurzel kaum bläulichgrün angelaufen. Die rötlichen Flecken treten auf den Hinterflügeln bei beiden Geschlechtern sehr stark bindenförmig auf, bei den ♀♀ auch auf den Vorderflügeln, jedoch schwächer, ebenso auf der Hinterflügeloberseite. Fluggebiet: Amur."

Die Typen von *amurensis* R.-H. sind mir nicht bekannt, es unterliegt aber der Beschreibung nach keinem Zweifel, daß es sich nur um die Falter der Sommergeneration handeln kann, denn nur diese haben die rotgelben Flecke der Hinterflügelunterseite „sehr stark bindenförmig". Da andererseits *hellotia* auch

im Amurgebiet vorkommt, so kann *amurensis* keine eigene Rasse, sondern nur die Sommerform von *hellotia* sein. Die Rasse muß somit *hellotia* heißen, während *amurensis* nur die Sommerform bezeichnen kann. Es liegt zwar auf der Hand, daß es umgekehrt natürlicher wäre, aber die allmächtigen Nomenklaturregeln verschaffen auch den lächerlichsten Dingen einen Schutz!

Wie *hellotia* zeigt auch *amurensis* ihre hauptsächlichsten Merkmale auf der Unterseite (Taf. XXVI, 5, 6, 7). Diese ist hell weißlich, aber gegen den Apex und den Außenrand der Vorderflügel leicht verdunkelt, die Bogenfleckenreihe ist nicht aus scharfbegrenzten wie bei *hellotia*, sondern zerflossenen und daher auch breiteren Schattenflecken zusammengesetzt. Dieses Merkmal und das Analrot, das breiter und dunkler als bei irgendeiner westasiatischen oder europäischen Form ist und eine einheitliche Binde bis in die Zelle M_1M_2 bildet, sind die charakteristischen Merkmale der Sommerform *amurensis*. Auch die schwarzen Punktflecke, die der gelbroten Analbinde von außen anliegen, sind größer als bei den westlichen Formen. Metallglänzende Schuppen kommen bei der Sommerform *amurensis* nie vor.

Auf der Oberseite sind die ♂♂ etwas dunkler-violettblau und haben eine bis zu 0,75 mm breite Randbinde (Taf. XXV, 9, 10). Die ♀♀ sind oberseits den Frühjahrstieren ähnlich, nur ganz ohne blaue Schuppen (Taf. XXV, 8).

Die Rasse *hellotia* Mén. kommt mit der Sommerform *amurensis* im ganzen Ostasien von Transbaikalien bis nach Japan und Südchina vor. Schon im Sajan kommen Übergänge zu *hellotia* vor, (Taf. XXIV, 9) während in Transbaikalien (Werchne-Udinsk, Mai Juni, leg. Biener; Tschita, Juni, I. Gen.) schon typische *hellotia* als erste und *amurensis* als zweite Generation vorkommen. Weiter im Amur-Ussuri-Gebiet (Seja, Radejewka, Pompejewka, Kasakewitsch, leg. Korb.), und in Mandschurien (Sidemi, Haritun bei Mergen, Stötzner, Juli; Harbin, Juli, Aug. II. Gen.; Nikolsk-Ussurijsk, Insel Ostrov bei Wladiwostok, Mai, I. Gen., Juli II. Gen.). Von der letzterwähnten Lokalität, besonders von Nikolsk-Ussurijsk und von der Insel Ostrov kommen meistens nicht typische *hellotia*, bzw. *amurensis*, ja sogar vielfach auch kleine Stücke, die der westasiatischen und europäischen *polysperchon* ganz nahe stehen. Kleine Falter der I. Gen. von europäischem Aussehen finde ich auch fast ausschließlich an der pazifischen Küste von Nordostchina bei Jen-tschou und Tsing-tau (Prov.

Schan-tung, April, Mai, Coll. Pfeiffer) und weiter südlich in den Prov. Kiang-su (April, Mai, Coll. H. Höne), Schang-hai und den Soochow-Bergen (März, Coll. H. Höne). Auch die Sommerform dieser pazifischen Gebiete Chinas ist keine ausgesprochene *amurensis*. Typische *hellotia* und *amurensis* kommen mehr in den inneren Teilen Chinas vor; mir liegen sie vor von Peking, Tschili (Coll. Stötzner, Coll. Pfeiffer, Mai, Juli), Mien-schan (Prov. Schan-si, mittlere Höhe 1500 m H. Höne) und Ta-pai-schan (Prov. Schen-si, reiche Ausbeute von H. Höne, Mai, April, I. Gen.; Juni, Juli, August II. Gen., ca. 1700 m.) Aber auch hier gibt es alle Übergänge von der typischen *hellotia*, die überwiegt, bis zu den kleinen *polysperchon*-ähnlichen Faltern. Die Sommergeneration ist bis auf wenige Ausnahmen durchwegs *amurensis*.

Hellotia mit der Sommergeneration *amurensis* ist uns weiterhin von verschiedenen Teilen der Provinz Szetschwan bekannt, so von Sunpanting (Kinhotal, Exp. Stötzner), Kwanhsien, Kunkalaschan und Omisien (Coll. Pfeiffer u. Staatssammlung München), alles im nordwestlichen, an Tibet angrenzenden Gebiet. Es lagen mir fast ausschließlich die Stücke der Sommergeneration vor, worunter sich die größten bekannten Stücke von 34 mm Spannweite fanden (Kunkalaschan), aber das Analrot ist nicht besonders stark entwickelt. Ganz ähnliche große Falter kommen auch im östlichen Szetschwan am Ginfu-schan (900 m), bei Nanchuan-Chungking (Coll. Pfeiffer) vor. Von Mittelchina fehlen mir die Angaben, und erst vom Höng-schan in der Prov. Hu-nan finden sich in der Coll. Höne 3 ziemlich große *amurensis* mit beim ♂ bis 0,75 mm breiter schwarzer Randbinde. Auch aus der nördlichen Ecke der südöstlichen Provinz Fu-kien von Kwangtseh liegt mir eine Serie von 29 ♂♂ und 15 ♀♀ vor (10.—29. VIII., 2.—21. IX., 11. X., Coll. J. Klapperich) von mittlerer Größe (19—25—28 mm) und meistens typischem *amurensis*-Gepräge. Ganz dasselbe gilt auch für den benachbarten Tien-mu-schan in der Prov. Tsche-kiang.

Die Rasse *hellotia* Mén. ist nach einem aus Japan stammenden ♀ beschrieben worden, ich konnte aber keinen beständigen Unterschied zwischen *hellotia* aus Japan und dem kontinentalen Ostasien finden (Taf. XXVI, 7). Das einzige Merkmal, das sich häufig bei den japanischen Faltern findet, ist die gerundete Flügelform, und manchmal kommt auf der Hinterflügel-

oberseite ein dem ♀ analoger rötlicher Punktfleck auch beim ♂ vor. Auch der ♂ und ♀ Genitalapparat ist den kontinentalen wie den europäischen Formen ganz gleich.

Die Falter aus Japan sind mir in verschiedenen Sammlungen nur einzeln zu Gesicht gekommen (Coll. Staudinger, Pfeiffer, Mus. Berlin, Budapest), nur in der Zoologischen Sammlung des bayerischen Staates befindet sich eine Serie von 14 Stück. Die Art ist bekannt von Yokohama, Assama-Jama, Kobe, Hakone-Geb., Gotemba am Fuji aus verschiedenen Jahreszeiten von März bis Oktober.

Auf dem ganzen großen Gebiet Chinas bis hinauf zum Amurgebiet läßt sich keine Spaltung in etwaige kleinere Rassen bemerken. Wenn auch auf einigen Gebieten einmal mehr die typische *hellotia*, ein anderes Mal mehr die der europäischen *polysperchon* ähnelnde Form überwiegt, wird man ohne Lokalitätsangabe nicht im Stande sein, zu entscheiden, aus welchem Teil Ostasiens das betreffende Stück stammt. Die einzige Ausnahme macht die Form, die in die südlichste chinesische Provinz Kwang-tung vorgedrungen ist und dort eine gut charakterisierte Rasse ausgebildet hat.

2. E. argiades **merisina** n.

(Taf. XXV, 11, 12, Taf. XXVI, 9—11).

Diese Rasse aus dem nördlichen Kwang-tung hat im ♂ Geschlecht eine fast doppelt so breite schwarze Randbinde wie die übrigen *argiades*-Rassen und ist demnach bei einem großen Teil der Falter sofort auch ohne Lokalitätsangabe erkennbar. Bei allen anderen *argiades*-Rassen ist der schwarze Rand nicht breiter als die Randschuppen (Fransen) lang sind, also durchschnittlich 0,5 mm. Bei der südchinesischen Rasse ist er aber in extremen Fällen sogar mehr als zweimal so breit wie die Fransen, d. h. etwa 1,5 mm. Dieses Merkmal zeichnet auch die Frühjahrsform aus, da auch ihre ♂♂ einen auffallend breiten Rand haben, der die Randbreite aller anderen Sommerformen übertrifft. Auch der Vorderrandteil der Hinterflügeloberseite ist bis zur ersten Median-Ader vollkommen schwarz, während bei anderen Rassen diese Schwärzung nur bis zur Radius-Ader reicht oder (bei *amurensis*) nur ganz wenig übergreift. Auch der Zellschlußfleck der Vorderflügeloberseite ist besonders stark entwickelt. — Die Unterseite ist eine typisch extreme *amurensis*, bzw. *hellotia* mit großen schwarzen Punktflecken an der Außenseite der anal-

roten Binde. Die ♀♀ sind natürlich nicht von den übrigen chinesischen Tieren zu unterscheiden. Größe: I. Gen. 20 bis 24 bis 26 mm; II. Gen. 21—26—29 mm.

Verbreitung: Prov. Kwang-tung: Tsha-yuen-schan, Gao-fung, Lung-tao-schan, Lin-ping, I. Gen. April, II. Gen. Juli. (Coll. R. Mell).

Diese Rasse nenne ich **merisina** n. Holotypus; ♂ Kwang-tung, Tscha-yuen-schan 22. VII. 1910. Sammlung R. Mell, Berlin (Taf. XXVI, 9), Paratypus: Tsha-yuen-schan, 19. VII. 1910 in meiner Sammlung (Taf, XXV, 11). Allotypus: ♀ vom selben Fundort 4. VIII. 1910. (II. Gen.). Paratypen vom selben Fundort und vom oben erwähnten in Sammlung R. Mell (Taf. XXVI, 10) und in meiner Sammlung.

Die mit weniger breitem Rand versehene I. Generation, die auch die übrigen Merkmale der Frühjahrsform hat, nenne ich **praemerisina** n. Holotypus: ♂ China, Kwang-tung, Gao-fung, 8. V. 1914, R. Mell. (Taf. XXVI, 11). Paratypus; ♂, Kwang-tung, Gao-fung 30. IV. 1917. (Taf. XXV) in meiner Sammlung.

Durch den breiten schwarzen Rand, große, schwarze Analpunkte und mittlere Größe erscheinen die ♂♂ der Rasse *merisina* ähnlich der in diesen Gebieten häufig vorkommenden Art *E. parrhasius* F. Aber die Unterseiten beider Arten sind so verschieden, daß jede Verwechslung völlig ausgeschlossen und daß es ein Wunder ist, wie *parrhasius* und seine Formen im Seitz-Werk mit *argiades* verwechselt werden konnte. (Taf. XXV, 13, Taf. XXVI, 12).

3. E. argiades **tibetanus** n.

(Taf. XXV, 14, 15, Taf. XXVI, 13, 14).

Während *merisina* zwar als eine im ♂ Geschlecht markante, aber dennoch ohne weiteres zu *argiades* gehörende Rasse zu erkennen ist, ist uns aus der Sammlung H. Höne aus dem an Tibet unmittelbar angrenzenden Gebiet des oberen Jangtse-Laufes (Batang, A-tun-tse, Li-kiang) eine Form bekannt geworden, die einige der *argiades* fremde Elemente trägt, sodaß sie fast den Eindruck einer eigenen Art erweckt, aber das Genital zeigt keinen Unterschied gegenüber *hellotia* bzw. *argiades* (Taf. XXVII, 5).

Diese osttibetanische Rasse zeichnet sich durch mehrere Merkmale aus, die sich fast ausschließlich auf die Unterseite beziehen. Unterseite: 1) Die Unterseite (Taf. XXVI, 13, 14) ist beträchtlich dunkler grau als bei *hellotia*, ohne grünlichblauen

Anflug im Wurzelfeld der Hinterflügel. 2) Die Augenflecke sind groß, besonders die der Hinterflügel, die nicht hinter denen der Vorderflügel zurückbleiben. 3) Die weiße Umrandung der schwarzen Augenflecke ist sehr deutlich, während sie sich bei *hellotia* fast vollkommen verliert. 4) Die Randschuppen (Fransen) haben in der Mitte stets eine Verdunkelung, sodaß sich durch die Fransen eine feine dunkle Linie zieht. Bei der *argiades hellotia* bzw. *amurensis* sind die Fransen fast gleichmäßig weiß, und nur auf den Vorderflügeln der ♀♀ sind sie manchmal in der Mitte verdunkelt. 5.) Der 2. Augenfleck der Hinterflügel (vom Vorderrand aus gezählt) liegt fast unter dem ersten oder ist nur wenig wurzelwärts verschoben, während gerade bei der Rasse *hellotia* der 2. Augenfleck stets stark aus der Ozellenreihe herausfällt, in einem extremen Falle sich sogar in der Mitte zwischen den beiden Vorderrandsflecken befindet (Taf. XXVI, 4). 6.) Das Analrot erfährt bei dieser Rasse die erdenklich stärkste Ausdehnung, sowohl in der Breite wie auch längs des Flügelrandes und ist meistens zu einem Band zusammengeflossen. Es beginnt manchmal in der vorderen Hälfte der Analaderzelle A_2C_2 und endet als ununterbrochenes Band an der 2. Medianader (M_2). Die Breite des Bandes beträgt bis zu 1,5 mm. Trotz der starken Ausdehnung an den Hinterflügeln bemerkt man nur Spuren rötlicher Färbung an den Vorderflügeln, was wiederum bei *amurensis* stärker ist. 7.) Zu der Auffälligkeit des Analrots tragen noch die es von innen umsäumenden schwarzen Flecke der Bogenfleckenreihe und der Außenfleckenreihe bei. Die Bogenflecke sind im Bereiche des Analrots in feine gebogene unansehnliche Striche umgewandelt, die bei *hellotia* und besonders der Sommergeneration *amurensis* viel breiter sind. Außerdem sind bei *amurensis*, ganz besonders aber bei der Rasse *merisina*, die runden schwarzen Flecke der Außenfleckenreihe (Submarginalflecke im Bereiche des Analrots, Adernzellen C_2C_1, M_3M_2) stets größer als die anderen Flecke, wodurch die gelbrote Färbung an Breite verliert. Bei der tibetanischen Rasse sind diese Flecke im Bereiche des Analrots garnicht größer als die anderen Flecke, ja manchmal sind sie noch kleiner.

Oberseite: Oberseits zeigt die Rasse nichts Besonderes, nur der schwarze Rand der ♂♂ scheint auch in der Frühjahrsgeneration nicht schmäler als in der Sommergeneration zu sein. Bei den ♀♀ sind die beiden gelbroten Analflecke fast stets vorhanden; blaue Schuppen fehlen vollständig.

Größe der I. Gen ♂♂: 20—24,5—27 mm, ♀♀ 20—25,5—28 mm; II. Gen. ♂♂, ♀♀: 24—26—29 mm.

Verbreitung: Batang (Tibet), untere Urwaldzone, ca. 3600 m und im Tal des Jang-tse, ca. 2800 m. In zwei Generationen, I. Generation vom 27. IV.—19. VI., ja noch bis Anfang Juli; II. Gen. vom 22. VII., VIII., bis 21. IX. 1936. 37 ♂♂, 27 ♀♀. Einige Stücke auch von A-tun-tse (Nord-Jünnan, Talsohle ca. 3000 m und von Li-kiang (Nord-Jünnan, 14. IV. 1935). (H. Höne).

Holotypus: ♂ Batang (Tibet), im Tal des Jang-tse, 23. V. 1936. (Taf. XXVI, 13). Allotypus: ♀ vom selben Fundort; beide in Sammlung H. Höne in Mus. Bonn. Paratypen ebenda und in meiner Sammlung (Taf. XXV, 14, 15, Taf. XXVI, 14).

Für den Rassencharakter der Form *tibetanus* spricht der Genitalapparat, der in beiden Geschlechtern (Taf. XXVII, 5) dem von *argiades* ganz gleich ist. Dagegen würde die große Einheitlichkeit der Population, die unter 64 Faltern von Batang und A-tun-tse keine Übergänge zu einer der mir bekannten benachbarten Rassen oder Arten bildet, ferner die Natur der fast ganz aus dem Rahmen des bei *argiades* üblichen Artgepräges herausfallenden Merkmale für deren Artcharakter sprechen. Das Fehlen der Übergänge zu anderen Rassen darf aber trotz der Nähe des nächsten *hellotia*-Fundortes (Kunkalaschan) doch nicht verwundern, da Batang durch gewaltige, bis 6700 m hohe Bergkämme und relativ hohe Pässe vom Kunkalaschan getrennt ist. Die Komunikation mit *hellotia* wäre somit nur südlich durch das Jang-tse-Tal möglich, aber von diesen Gebieten liegen uns noch keine Ausbeuten vor. Nur von Li-kiang sind mir drei Falter bekannt; von diesen sind zwei *tibetanus*, davon ein ♂ mit ganz geringem Analrot (wie Frühjahrsform von *hellotia*), während das dritte Tier, soweit ein Urteil nach seinem ganz abgeflogenen Zustand zu fällen ist, eine Frühjahrs-*hellotia* ist. Ob also bei Li-kiang *hellotia* und *tibetanus* als zwei Arten zusammentreffen oder als Rassen Übergänge bilden, läßt sich noch nicht bestimmt sagen.[1]) Es müßte gerade von diesem Gebiet noch ein reicheres Material gesammelt werden.

Die einzige Form, welcher *tibetanus* in einigen Merkmalen ähnlich kommt, ist eine *Everes* vom Westhimalaya. Damit sind wir bei den indischen Formen angelangt.

[1]) Es sei erwähnt, daß sich in dem Material von H. Höne auch ein typisches *tibetanus* ♂ mit dem violetten Zettel: „Kwang-tseh (Fu-kien) 27. 7. 1937. J. Klapperich" befand. Ich bin überzeugt, daß es sich hier nur um eine unvorsichtige Verwechslung der Fundortzettel handelt.

3. Nordindische Rassen und verwandte Arten.

Mit dem Betreten des indischen Gebietes verlassen wir den sicheren Boden, auf dem wir uns bisher bewegten, und geraten in ein Durcheinander von Beschreibungen und Nachbeschreibungen, in denen man sich bei dem dürftigen, in den kontinentalen Sammlungen zur Verfügung stehenden Material nicht zurechtfinden kann. Es wäre aber zu erwarten, daß wenigstens die englischen Autoren, die in Indien selbst gearbeitet haben, die Verhältnisse der indischen Formen einigermaßen geklärt hätten. War es doch Chapman (1908), der auf Grund der Genitalien von *E. dipora* Moore die *diporides* Chapm. als eine *argiades*-Rasse abgetrennt hat. Aber die neue Ausgabe von Evans: Ident. Indian Butterflies (1932) hat alles Bisherige auf den Kopf gestellt, sodaß ich jetzt mehr im Dunkeln bin als ich es vorher war.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben, sind fast alle *argiades*-Formen so oberflächlich oder nicht komparativ beschrieben, daß nach ihnen nicht mehr als nur die Artbestimmung oder sogar nur die Gattungsbestimmung erfolgen kann. Die einzige, mir bekannte zusammenfassende und ziemlich genaue Darstellung der indischen *Everes*-Formen hat Evans (1932) gegeben, sie weicht aber von den Angaben Chapmans wie von meinen eigenen Befunden völlig ab. Da es auf längere Zeit unmöglich sein wird, die indischen Falter in größerer Zahl zu besichtigen, lege ich doch die Ergebnisse meiner Untersuchungen hier nieder.

Evans unterscheidet im indischen Gebiet 4 *Everes*-Arten: *shandura* Ev., *argiades* Pall., *diporides* Chapm. und *dipora* Moore. *E. parrhasius* zähle ich nicht zu.

Von *shandura* Ev. glaube ich ein unbestimmtes und lokalitätsloses Stück in der Staatssammlung in München gesehen zu haben, wodurch ich mit der Beschreibung Evans einig wäre.

Von *E. argiades* unterscheidet Evans in Indien die Form *hellotia* und die von ihm als neu beschriebene **indica** Ev. Im Berliner Zoolog. Museum befinden sich 2 ♂♂ aus Kaschmir (coll. Atkinson Taf. XXV, 18, Taf. XXVI, 16) und in der Sammlung Pfeiffer (München) ein Pärchen von Simla (Punjab), die alle nur mit der Beschreibung von *indica* übereinstimmen und zwar sehr gut. Aber diese Stücke sind leider keine *argiades*, da ihr Genital ein vollständig anderes ist und mit dem von Chapman (1908) abgebildeten Genital von *dipora* Moore übereinstimmt

(Taf. XXVII, 6, 8). Auf alle diese 4 Stücke paßt aber keine andere Beschreibung Evans als jene von *indica*. Sie alle haben die so charakteristische blaß-bräunliche und nicht graue Grundfarbe der Unterseite: „Below ground color pale brown, not grey as is usual". Die Augenflecke verschwinden gegen den Vorderrand der Vorderflügel: „discal spots decrease towards apex and the spot in 6 is minute or absent". Die orangefarbene Analbinde ist breiter als gewöhnlich: „the orange sub-marginal band more extensive than usual" und weitgestreckt: „from vlb—6"; die sie von außen begrenzenden schwarzen Flecke sind ziemlich gleichmäßig: „and the marginal spots in 2, 3, 4 equally prominent". Dieses Merkmal und die fast fehlende schwarze Umsäumung auf der Innenseite des Analrots sind sehr ähnlich der Rasse *tibetanus* von *argiades*. Auf der Oberseite haben die 3 ♂♂ einen 0,5 mm breiten schwarzen Rand, wie es gewöhnlich ist auch für *argiades*. Die 4 Stücke messen 20, 22,5, 24, 25 mm, *indica* hat 20—25. *Indica* kommt nach Evans von Chitral bis Kumaon (Nordwest-Himalaya) vor; die 4 Stücke sind aus Kaschmir und Simla, also gerade aus der Mitte des angegebenen Gebietes!

Kann man sich eine bessere Übereinstimmung mit einer kurzen Diagnose, wie sie Evans gibt, noch denken? Und doch soll nach Evans *indica* eine *argiades*-Rasse sein, während die vier mir vorliegenden Stücke keine *argiades*, sondern wohl *dipora* sein werden! Wo ist die Wahrheit? Die mir vorliegende Form ist sicher eine der häufigsten nordwestindischen Formen, da sie sich sonst sicher nicht in den kontinentalen europäischen Sammlungen befinden würde. Es ist demnach ausgeschlossen, daß sie vielleicht Evans nicht vorgelegen hätte.

Ich bin zwar fest davon überzeugt, daß sich Evans bezüglich der Artzugehörigkeit der *indica* geirrt hat, um aber doch die nach dem Genital zu *dipora* gehörende eben beschriebene Form irgenwie zu bezeichnen, nenne ich sie *E. dipora* **indicana** n. Da es so gut wie sicher ist, daß es sich herausstellen wird, daß die *indica* Ev. keine *argiades*-, sondern eine *dipora*-Rasse ist, müßte dann der Name *indicana* zu Gunsten der *indica* Ev. eingezogen werden.

Nun befindet sich im Berliner Museum noch ein Pärchen, dessen ♂ der Abbildung und Beschreibung von Moore's **dipora** (1865) genau entspricht (Taf. XXV, 16, 17, Taf. XXVI, 15). Sein Genital ist mit dem von Chapman für *dipora* Moore gefundenen identisch, ebenso wie mit dem Genital von *indicana* Lrk. Auch

die Diagnose von Evans *dipora* paßt auf dieses Stück. Auffällig ist zuerst der sehr breite schwarze Rand: „border broad" und der starke Zellschlußfleck der Vorderflügeloberseite: „spot end zell usually very prominent". Für die Unterseite macht Evans keine Angaben, die Unterseite dieses Stückes stimmt aber gut mit der Abbildung Moores überein. Das Analrot hat nichts Gemeinsames mit dem der *indicana* Lrk., sondern ist ähnlicher dem von *argiades*. Die Stücke sind aus Garhwal und Kulu, also aus dem Gebiet von *indica*. Wenn nun meine *indicana* eine Form von *dipora* ist, so könnte es sich nur um Saisonformen handeln, was mir aber nach ihrem Aussehen wenig wahrscheinlich vorkommt. Angaben über Fangzeiten aber fehlen. Oder sind schließlich *dipora* Moore und *indicana* Lrk. zwei Arten?! Hier bleiben wir also auch im Ungewissen.

Chapman hat (1908) von *dipora* Moore eine Form abgetrennt, *diporides* Chapm., die nach dem Genitalapparat eine *argiades*-Rasse ist. Ob und wie sie sich sonst von *dipora* unterscheidet, darüber hat er nichts erwähnt, nur daß sie sich mimetisch zu *dipora* verhalten soll. Nun führt Evans die Form *diporides* Chapm. als eigene Art an. Zwar soll sie nach der sehr mangelhaften Diagnose Evans der *argiades hellotia* nahe stehen, und die ♀♀ sollen nur ohne die zwei orangenen Flecken auf der Oberseite der Hinterflügel sein, an deren Stelle blaue Schuppen vorkommen, oder der ganze Flügel kann bläulich sein. Mir scheint es, daß es sich dieser Beschreibung nach nur um eine Frühjahrsform von *argiades hellotia* handelt, da ja diese bläuliche ♀♀ hat. Der von Chapman abgebildete ♂ Genitalapparat ist mit dem von *argiades* identisch.

Schließlich führt noch Evans die *argiades hellotia* Mén. an und gibt auch eine photographische Abbildung, die tatsächlich eine *argiades* und zwar die Sommerform (*amurensis*) ist. Sie soll in Sikkim, Buthan und den Mishmi-Bergen (östlich des großen Bogens des Brahmaputra) vorkommen, also schon in der Nähe der Rasse *tibetanus*.

Wenn ich also alles, was ich über die indischen *Everes* erfahren konnte, zusammenfasse, so ergibt sich folgendes Ergebnis der Arten und Rassen in Indien:

nach Evans:	Lokalität	mein Ergebnis:
1. *E. shandura* Ev.	Chitral, Shandur	1. *E. shandura* Ev.
2. *E. dipora* Moore	Himalayas-Karens	2. *E. dipora* Moore

nach Evans:	Lokalität	mein Ergebnis:
3. *E. argiades indica* Ev.	Chitral-Kumaon	*E. dipora indicana* Lrk.
E. argiades hellotia Mén.	Sikkim, Butan, M.	3. *E. argiades hellotia* Mén.
4. *E. diporides* Chapm.	Himalayas N. Burma	*E. argiades* (?) *diporides* Chapm.

E. shandura Ev. interessiert uns hier nicht näher; es ist eine schwanzlose, von *E. dipora* und *E. argiades* auch sonst sofort zu unterscheidende Art. Für uns ist wichtig, daß auch *E. dipora* Moore eine nach den Genitalien von *E. argiades* ganz verschiedene Art ist. Erstens ist das Chitin bei *dipora* viel bleicher als bei *argiades*; die wichtigsten Unterschiede aber sind der Uncus und die Aedoeagusstütze. Der Uncus (Taf. XXVII, 8) ist bei *dipora* nicht zugespitzt, sondern ganz gerade, wie abgeschnitten, und erscheint dadurch dem Uncus von *E. minimus* ähnlich. Die Subunci sind bei *dipora* klein und unansehnlich. Der zweite auffallendste Unterschied liegt in der Aedoeagusstütze (Fultura inferior); diese ist bei *argiades* eine richtige Gabel mit einem langen Stiel und zwei kürzeren Ästen, alles stark chitinisiert. Bei *dipora* ist die Stütze ein flaches breites Gebilde, das mit der Lire vergleichbar ist und erst an der Basis in einen ganz kurzen Stiel endet. Auch andere Bestandteile des Genitalapparates sind bei den zwei Arten anders gestaltet, wie der Aedoeagus, die Fortsätze der Valven u. a. Im ganzen ist der Unterschied der Genitalapparate von *dipora* und *argiades* ein weit größerer als der zwischen *argiades* und *alcetas* bzw. *decolorata*.

Die gegebene Beschreibung bezieht sich auf die Genitalien von *E. dipora* aus Garhwal (Taf. XXVII, 6) und einem *indicana* Lrk.-Falter aus Kaschmir (Taf. XXVII, 8), die in den Genitalien sich voneinander garnicht unterscheiden.

Everes dipora Moore mit der Form *indicana* Lrk. bleibt somit als sich von *argiades* unterscheidende Art außerhalb unseres engeren Interesses.

Von indischen *Everes* bleiben somit nur *E. argiades hellotia* und *diporides* Chapm. übrig, über die ich aber garnichts sagen kann, da sie mir in der Natur gänzlich unbekannt geblieben sind.

Die Abbildung von *E. argiades hellotia* in Evans „Ident. Indian Butterfl." stellt eine Sommerform dar, die wohl von der chinesischen *amurensis* nicht zu unterscheiden sein dürfte. Nach Evans kommt *argiades* in Sikkim, Buthan und den Mishmi-Bergen vor. Die letzte Lokalität kommt dem Fluggebiet von

argiades tibetanus schon ziemlich nahe. Ob die in den Mishmi-Bergen fliegende *argiades* irgendwelche Annäherung an *tibetanus* zeigt, darüber ist mir, wie überhaupt von indischen *argiades*, nichts bekannt.

Noch weniger kann ich über die Form *diporides* Chapm. sagen. Aus der Beschreibung Evans schließe ich, daß es sich um eine Frühjahrsform, und zwar wahrscheinlich *hellotia* handelt, wonach der Name *diporides* eigentlich überflüssig wäre.

Zurzeit wäre also sicher, daß *E. argiades* in der ostasiatischen Form *hellotia* Mén. von China bis in den Osthimalaya dringt. Wenn *diporides* eine Form von *argiades* ist, würde *argiades* auch in Burma und Nordindien vorkommen. Und wenn schließlich auch *indica* Ev. eine *argiades*-Rasse ist, was ich nicht glaube, dann würde sich *argiades* über Chitral mit den westasiatischen Rassen vereinigen und auf diese Weise die ganze zentralasiatische Hochebene umfassen.

So sind wir noch nicht in der Lage, endgültig zu entscheiden, ob *E. argiades* in seinem ganzen Rassenkomplex streng von allen anderen verwandten Arten isoliert ist oder ob sich in dem Rassenkomplex von *argiades* auch so differenzierte Rassen finden, daß sie sich gegenüber anderen Rassen als gute Arten verhalten (Relativart). Das bisher bekannte bietet für letzteres keinen Anlaß.

Übersicht der Rassen von *Everes argiades* Pall.

E. argiades		
argiades	*polysperchon* Brgstr. I. Gen. *argiades* Pall. II Gen.	Süd-, Südost- und Osteuropa Westasien bis Baikalsee.
f. *modestus*	*polysperchon* Brgstr. I. Gen. *modestus* Lrk. II. Gen.	Nordwest- und Nordeuropa
nuduturca	*nuduturca* Lrk. I. Gen. *postnuduturca* Lrk. II. Gen.	Ili-Gebiet (Kuldscha, Dscharkent)
decolor	*decolor* Stgr. I. Gen. *decolor* Stgr. II. Gen. (?)	Fergana, Taschkent
hellotia	*hellotia* Mén. I. Gen. *amurensis* R.-H. II. Gen.	Ostasien: Transbaikalien, Amurgebiet, Mandschurei, ganz Nord- und Mittelchina, Japan
merisina	*praemerisina* Lrk. *merisina* Lrk.	Südchina (Provinz Kwangtung)
tibetanus	*tibetanus* Lrk. I. Gen. *tibetanus* Lrk. II. Gen.	Osttibet: Batang; Nord-Yünnan: A-tun-tse, Li-kiang
diporides	*diporides* Chpm. (?) ?	Nordindien, Nordburma(?).

Mit dem fast durchwegs einheitlichen Gepräge der *Everes argiades* in seinem fast ganzen Fluggebiet steht im besten Einklang auch die außerordentliche Beständigkeit des Genitalapparates. Mit Ausnahme der Rasse *decolor*, die nicht untersucht werden konnte, ist auf dem ganzen riesigen Gebiet der Genitalapparat überall ganz gleich (Taf. XXVI); er weicht von den Abbildungen 5a und 7a (Jahrg. 28, S. 229 und 232) in nichts ab. Nur ein einziger Falter aus Japan (Yokohama, 3. X. 1909) hat ein etwas anderes, gewissermaßen an *E. decolorata* erinnerndes Genital, das in Abb. 4a (Jahrg. 28, S. 229) dargestellt ist, während die übrigen japanischen Falter normal sind.

Von dem Genital aller mir bekannten verwandten *Everes*-Arten weicht das von *argiades* so stark ab, daß die Art mit keiner anderen Everide verwechselt werden kann. Es müssen deswegen als von *argiades* gesonderte, bisher aber oft mit dieser Art verwechselte Arten betrachtet werden:

1.	*Everes alcetas* Hffgg.	Europa — Sibirien
2.	„ *decolorata* Stgr.	Europa — Kaukasus
3.	„ *dipora* Moore	Nord-Indien
4.	„ *shandura* Ev.	Chitral, Shandur
5.	„ *parrhasius* F. mit den Formen *polysperchinus* Kheil (nec. Fruhst.), *lacturnus* Fruhst. und *ottobonus* Fruhst.	Mittel-China, Nordindien und südwärts bis Java,
6.	„ *amyntula* Bsd.	Nord- und Mittelamerika
7.	„ *comyntas* Godt.	Nord- und Mittelamerika.

Nach den Untersuchungen W. Forster's (1938) gilt als ältester Name der Gattung *Cupido* Schrank (1801) mit der Art *minimus* Fuessl als Gattungstypus. Da die Unterschiede zwischen der *minimus*- und der *argiades*-Gruppe keine so großen und scharf begrenzten sind, daß sie zwei eigene Gattungen fordern, müßte auch hier der Gattungsname *Everes* durch *Cupido* ersetzt werden. Da aber eine solche Änderung der Einheitlichkeit der Arbeit nachteilig wäre, bleibt es hier noch bei der alten Benennung.

V. Morphologisch-variationsstatistisches Kriterium der Rasse.

Wie in der Einleitung bereits betont, konnten sich unsere Untersuchungen nur auf totes Material beschränken, wodurch die Prüfung gerade der wichtigsten Rassenzeichen (Paarungsmöglichkeit zwischen sich voneinander abgrenzenden Rassen und Grad der Fertilität ihrer Bastarde) unterbleiben mußte. So sind wir gezwungen, diese Zeichen in dem morphologischen und va-

riationsstatistischen Bilde der fraglichen Formen zu suchen, da dieses neben dem geographischen Moment das einzige von den lebenden Wesen Übriggebliebene ist. Wie sich die beiden oben erwähnten physiologischen Eigenschaften im morphologisch-variationsstatistischen Bilde der Populationen wiederspiegeln und einigermaßen ablesen lassen, habe ich für die Kategorie der Art (Spezies) in der vorhergehenden Arbeit zu zeigen versucht. Hier soll nun Ähnliches für die geographische Rasse versucht werden, womit gleichzeitig die früheren Ausführungen eine Vervollständigung finden.

Es wird zuerst die Frage gestellt, welche objektiven Gründe dafür bestehen, daß wir die geographischen Formen von *E. argiades* als Rassen einer Art und nicht als verschiedene Arten betrachten. Daß wir vier Rassen: *argiades* (mit der Form *modestus*), *nuditurca, hellotia und merisina* sofort als Zugehörige einer Art erkennen, ist vor allen in der ganz geringen Zahl ihrer Unterscheidungsmerkmale begründet. Je zwei dieser Formen unterscheiden sich eigentlich nur durch ein einziges bedeutenderes Merkmal, während die paar übrigen zwar Begleitmerkmale, aber für sich allein nicht kennzeichnend genug sind. Eine *merisina* ohne breite schwarze Randbinde ist keine *merisina*, sondern eine *hellotia*, und eine *hellotia* ohne breite analrote Binde ist keine *hellotia* sondern eine *argiades*, da diese Rasse hauptsächlich durch dieses einzige Merkmal gekennzeichnet ist. Die geringe Zahl der Merkmale — soweit nicht überhaupt nur eine Einzahl vorhanden ist — hat die Häufigkeit der Totalübergänge (Komplexübergänge) zur Folge, die ja in diesem Falle mit Einzelübergängen identisch sind. Die Variabiliät jedes Merkmals bildet nämlich eine gleitende morphologische Reihe von Rasse zu Rasse womit die Diskontinuität zwischen Rassen nur variationsstatistischer Natur ist. Danach wird es klar, daß bei einem einzigen vorhandenen Merkmal auch jede Übergangsvariante dieses Merkmals zugleich den Totalübergang darstellt, wodurch dann eine reale komplex-morphologische Diskontinuität — wie sie bei Arten verwirklicht ist — bei Rassen mit ganz geringer Merkmalszahl nicht bestehen kann. Diese Häufigkeit der Totalübergänge ist dann derjenige Umstand, der die spezifische Zusammengehörigkeit zweier Formen erkennen läßt, was somit auch für die Formen *argiades*, *modestas*, *nuditurca*, *hellotia* und *merisina* gilt.

Anstatt der Frage also, welche objektiven Anhaltspunkte zur Zugehörigkeit bestimmter Rassen zu einer Art bestehen, wäre fast besser die Frage zu stellen, welche Gründe für ihre Unterscheidung bestehen. Sehr häufig zeichnen sich die Rassen durch so geringe Merkmale aus, daß man sie, wenn sie nicht an bestimmte Gebiete gebunden wären, garnicht als besondere Formen bezeichnen würde. Nur ihre Beschränktheit auf gewisse geographische Bezirke läßt dann die Unterschiede zwischen solchen Populationen hervortreten. Die objektiven Grenzen der Rassenmerkmale verschwinden aber, wenn zwei geographische Formen in der Zwischenzone durch Übergänge, und zwar Totalübergänge, verbunden sind und ineinander übergehen. Das trifft auch bei unseren Rassen *argiades* und *hellotia* im Sajan-Gebiet und bei *merisina* und *hellotia* in Hu-nan zu. In solchem Falle können wir mit Sicherheit annehmen, daß die Totalübergänge der Zwischenzone durch Kreuzung entstanden sind und daß die so entstandenen Bastarde fruchtbar sind, wir also im echten Sinne das, was man Rassen nennt vor uns hätten.

Wenn sich aber zwei benachbarte Rassen durch mehrere Merkmale unterscheiden und ihre Areale dabei noch getrennt sind oder wenigstens die Häufigkeit der Art in der Zwischenzone geringer ist, wie dies, soweit mir bekannt, bei *hellotia* und *tibetanus*, sowie *argiades* und *decolor* der Fall ist, dann können die Rassen morphologisch und variationsstatistisch beinahe oder sogar ganz den Charakter von Arten gewinnen. Die infolge größerer Zahl der Unterscheidungsmerkmale schon an sich nicht häufigen Totalübergänge werden durch das Fehlen oder die Seltenheit der Individuen in der Zwischenzone — wo ja gerade die Totalübergänge sonst überwiegen — noch viel seltener, ja vielleicht gar nicht realisiert, und die beiden Rassen machen dann den Eindruck von Arten. Hier endet die Möglichkeit der Entscheidung durch die Merkmale der toten Tiere. In solchem Falle räumlich und komplex-morphologisch getrennter Form ist entscheidend nur die geschlechtliche Isolation bzw. die Form des Kopulationsapparates. Ist dieser wie im Falle *hellotia-tibetanus* ganz gleich, dann können wir mit guten Gründen mit Rassen rechnen, ist aber die Verschiedenheit so groß, daß eine erfolgreiche Paarung nicht zu erwarten ist, so wird es sich um Arten handeln. Den objektiven Entscheid kann aber nur der Kreuzungsversuch liefern, da neben einem identisch gebauten Kopulationsapparat noch physiologische Isolatoren, wie z. B. ge-

schlechtliche Lockstoffe verschieden sein können. Gerade Untersuchungen dieser Art haben für die Evolutionsfrage große Bedeutung, liegen uns aber noch in verschwindend kleiner Zahl vor, obwohl sie ebenso wie die reine Systematik auch von Nichtfachleuten betrieben werden könnten. Die Paarungsmöglichkeit (im Versuch) und der Grad der Fruchtbarkeit der Nachkommenschaft ist entscheidend für die Frage, ob Rassen oder Arten vorliegen. Nur wenn auch hinsichtlich dieser Eigenschaften Ungewissheit herrscht, sei es, daß die Kopulation schwer gelingt, sei es, daß die Fruchtbarkeit vermindert ist oder beides zusammen zutrifft, wird es sich um eine richtige Übergangsstufe zwischen Art und Rasse handeln, die sich somit in keine der beiden systematischen Kategorien eingliedern läßt.

Aus diesen Gründen müssen alle hier besprochenen geographischen Formen als Zugehörigkeit (Rassen) einer Art betrachtet werden, mit Ausnahme von *decolor* Stgr., deren Genitalapparat nicht untersucht werden konnte und deren Rassennatur deswegen nicht einwandfrei gesichert ist.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch einiges zu der in der Literatur vorkommenden Terminologie der Rasse erwähnen. Für die erblichen geographischen Rassen hat sich fast durchwegs der Ausdruck „Rasse" durchgesetzt. Leider gibt es dafür kein geeignetes lateinisches Wort, sodaß gelegentlich die Rasse durch „Subspezies" oder „Varietät" bezeichnet wird. Ich bin mit Rensch (1934) darüber einig, daß beide Bezeichnungen in der Anwendung auf die geographische Rasse entbehrlich sind. Aber für die Bezeichnung der oben besprochenen Übergangsstufe zwischen Art und Rasse, die also weder Art noch Rasse ist, bleibt das Wort „Subspezies" besonders geeignet, da es auch die bei dieser Stufe zum Teil anwesenden Artcharaktere zum Ausdruck bringt.

Der von Semenov-Tian-Shansky eingeführte und neuerdings von Kühnelt (1942) verwendete Ausdruck „Natio" für kleine geographische Populationen ist als unrichtig abzulehnen, da zum Wesen der Nation die bewußte Zugehörigkeit zu einer Menschengruppe gehört, oft auch ganz ohne Rücksicht auf die rassische Zugehörigkeit, sodaß eine Anwendung auf die Tiere nicht in Betracht kommt.

Zuletzt noch ein Paar Worte über die Notwendigkeit der von Rensch (1929) eingeführten Bezeichnung „Rassenkreis". Dieser Ausdruck wurde in der Absicht der Einführung einer einheit-

lichen Terminologie vorgeschlagen. Ob damit das Ziel getroffen oder die Zahl der Benennungen nur vergrößert wurde, wird die Zukunft zeigen. Das Wort „Art", „Spezies", ist in der ganzen Biologie zu tief eingewurzelt, um einfach ausgeschaltet werden zu können. Andererseits wollte Rensch damit die Nichteinheitlichkeit der in Rassen differenzierten Arten hervorheben, was ihm jedenfalls mehr als gelungen ist. In diesen Ausdrücken „Rassenkreis" und „Art" sind zwei entgegengesetzte Bedeutungen enthalten. Der erste legt das Hauptgewicht auf die innere Zergliederung der Kategorie, der andere auf die äußere Abgrenzung gegen andere Systeme. Die Anwendung der Ausdrücke „Art" und „Rassenkreis" hängt somit nur davon ab, ob mehr die Abgrenzung gegenüber anderen Arten oder die innere Zergliederung hervorgehoben werden soll. Der moderne Artbegriff legt nicht so großes Gewicht auf die Gleichheit der Individuen einer Art (man denke nur an die manchmal so stark von einander verschiedenen Varietäten) wie gerade auf die physiologische Isoliertheit gegenüber anderen Arten (auch Dobzhansky, 1938). Außerdem sind die Verschiedenheiten innerhalb einer Art nicht nur geographischer Natur, wie Rensch selbst zugibt, sondern auch in den kleinsten Populationen ist stets Heterozygotie vorhanden, sodaß man eine Art auch „Allelenkreis" oder sonstwie bezeichnen könnte. Und doch stellen bestimmte Allelenkreise unbestritten anerkannte Arten dar, eben darum, weil sie gegeneinander begrenzt sind. Das Wesen des Artbegriffes liegt somit nicht in seiner inneren Zusammensetzung, sondern viel mehr in seiner äußeren Abgrenzung. Dasselbe gilt auch für die rassische Zusammensetzung der Art. Wenn somit ein Rassenkreis in einen anderen verwandten Rassenkreis nicht allmählich übergeht, sondern von diesem deutlich abgrenzbar ist, dann verhalten sich diese Rassenkreise zueinander wie Arten und warum sollten sie dann nicht auch Arten genannt werden. Es besteht somit bei einer Art, deren Rassen untereinander kreuzungsfähig und fruchtbar sind, kein Anlaß dazu, sie alle zusammen nicht als Art zu bezeichnen. Wenn aber die weitentfernten Rassen eines Rassenkreises so stark voneinander abweichen, daß sie untereinander weder paarungsfähig noch fruchtbar sind (z. B. *Parus major major* und *P. m. minor*), dann ist ein solcher Formenkreis ebensowenig eine einheitliche Art wie er ein echter Rassenkreis ist, da sich nicht alle Rassen als Rassen, sondern

einige auch wie Arten gegeneinander verhalten.[1]) Aus diesen Gründen ist die Einführung einer besonderen systematischen Kategorie des „Rassenkreises" nicht berechtigt, wenn auch sonst der Ausdruck für eine kurze Bezeichnung für in Rassen gegliederte Arten geeignet ist, obwohl die Rassen einer Art meistens gar nicht im Kreise angeordnet sind.

VI. Die Beziehungen der Rassenmerkmale zum Klima

Bereits bei der Besprechung der europäischen und westasiatischen geographischen Formen wurde ausdrücklich betont, daß sie den Charakter von Modifikationen haben. Dieser Schluß wurde aus der Übereinstimmung der Merkmale der geographischen Formen mit denen, die Frühjahrs-und Sommergeneration voneinander unterscheiden, gezogen, da sich durch Versuch herausstellte, daß die Frühjahrs-und Sommerform nichts anderes wie durch die niedrige bzw. hohe Temperatur entstandene Modifikationen sind. Weiterhin entstanden durch Einwirkung mäßiger Kälte auf die Puppen der *argiades* aus dem südlichen Mitteleuropa (Zagreb) Falter, die der Form *modestus* aus dem nördlichen Europa sehr ähnlich sind. Der Versuch, die nördliche *modestus*-Form durch höhere Temperatur in die südliche *argiades*-Form umzuändern, ist meines Wissens noch nicht angestellt worden. Und solange ein solcher Nachweis nicht erbracht ist, bleibt die erbliche Verschiedenheit und somit auch der Rassencharakter der Formen nur eine Voraussetzung. Da aber in den wärmeren südlichen Gebieten Europas, wie auch in dem durch kontinentales Klima ausgezeichneten Osteuropa und in Westasien in der Sommergeneration die Wärmeform *argiades argiades* überwiegt, während im atlantischen Gebiet im kälteren Sommer die weniger von der Frühjahrsform verschiedene Sommerform *modestus* vorkommt, so liegt der Gedanke nahe, daß beide Formen nur verschiedene Realisationen ein und derselben Reaktionsnorm, verschiedene Ausdrücke des gleichen Erbgutes sind. Wären die nördlichen und südlichen *argiades*-Formen erblich verschieden, dann müßte dies auch in der Frühjahrsform zum Ausdruck kommen, was aber nicht der Fall ist. Die Früh-

[1]) Für solchen Fall erschiene mir die Bezeichnung „Relativart" geeigneter, sie wäre auch besser als „Spezies geographica", da diese Bezeichnung zu umfassend ist und man auch alle Arten darunter verstehen könnte, die geographisch getrennt sind.

jahrsform ist überall die gleiche, was ja in Anbetracht der gleichen Bedingungen, unter denen sie zur Entwicklung kommt, auch ganz verständlich ist (Seite 437).

Die nordwestliche europäische Form *modestus* Lrk. wird somit höchstwahrscheinlich nur eine Modifikation und keine erbliche Rasse sein.

Die einzige abweichende Frühjahrsform der europäisch-sibirischen Rassengruppe ist *nuditurca* im Iligebiet am Nordabhang des Tian-schan. Sie stellt offenbar nichts anderes dar wie die extreme Entwicklungsrichtung des Ozellenschwindens auf der Unterseite der Flügel, welches Merkmal auf sehr niedere Temperaturen zurückgeführt werden kann, da solches Schwinden der Augenflecke experimentell durch Kältewirkung (8—10° C) hervorgerufen wurde. Daß auf dem Areal der *nuditurca* während des Puppenstadiums tatsächlich niedere Temperaturen herrschen, muß aus den wirklichen Isothermen Asiens geschlossen werden, da durch das Gebiet von Kuldscha die Januar-Isothermen von 10°—15° C und Juli-Isothermen von nur 15°—20° C ziehen. Das charakteristische Merkmal der *nuditurca* zeigt sich in geschwächter Form auch in der Sommergeneration, bei der die Augenflecke zwar vorhanden, aber schwach entwickelt sind. Daß es sich jedoch auch bei der Sommergeneration um Modifikationsnatur handeln könnte, wie dies für die Frühjahrsform einigermaßen verständlich wäre, scheint mir nicht sehr wahrscheinlich, da die Sommertemperatur dieses Gebietes doch nicht so niedrig ist, um eine solche Wirkung haben zu können. Es könnte sich somit auch um einen erblichen Unterschied gegenüber *argiades argiades* handeln. In solchem Falle hätten wir eine Mutation vor uns, die man Parallelinduktion oder Phaenokopie zu nennen pflegt. Es ist eine Genänderung, durch welche sich die Reaktionsweise (= Modifikationsbreite) in einer Richtung verschiebt, wodurch sie den Eindruck erweckt, als ob eine Modifikation erblich geworden wäre.

Solche „Phaenokopien" stellen das interessanteste Kapitel in der Rassenanalyse der *E. argiades* dar, da nicht nur die eben besprochene zentralasiatische Rasse, sondern auch zwei ostasiatische Rassen ein im Sinne der Wärmewirkung auffallend charakteristisches Aussehen zeigen. Es sind dies *hellotia* Mén. und *merisina* Lrk.

Beide Rassen zeigen gegenüber *argiades argiades* größere Ausbreitung der gelbroten Analfärbung und stärkere Ausbildung

der äußeren Fleckenreihe, was auf Grund experimentell gewonnener Tatsachen als ein Einfluß größerer Wärme gedeutet werden kann. Ein Vergleich der Temperaturverhältnisse (Abb. 2)[1]) in Gebieten der in Frage stehenden Rassen (Abb. 3) läßt sofort erkennen, daß *hellotia* tatsächlich wärmere Gebiete bewohnt als die Rasse *argiades*. Das Verbreitungsgebiet der *argiades* erstreckt sich ungefähr zwischen der 18° und 25° C Juli-Isotherme, während sich das der ostasiatischen Rasse *hellotia* in seinem hauptsächlichsten Teile in dem Temperaturbereich zwischen 25° und 30° C befindet, wenn auch die Temperatur von 30° C in dem Gebiet nirgends erreicht wird; im Norden reicht dagegen ein Teil des Areals in den Temperaturbereich von 20°—15° C hinein.

Durch die Temperaturverhältnisse in den Rassenarealen läßt sich vielleicht zum Teil auch die große Einheitlichkeit der *argiades*-Rasse gegenüber der weit größeren Variabilität bei *hellotia* verstehen. Es ist bei der Beschreibung der Rassen erwähnt worden, daß mancherorts in Ostasien Falter der Sommerform vorkommen, die von den europäischen fast nicht zu unterscheiden sind. Solche Gebiete sind vor allem Wladiwostok und Nikols-Ussurijsk, die weniger als 20° C durchschnittlicher Juli-Temperatur haben. [2])

Die ausgeprägtesten *hellotia*-Falter bzw. ihre Sommerform *amurensis* kommen aber jedenfalls in den wärmsten Teilen Zentral- und Südchinas vor. Die südlichste Rasse *merisina* reicht sogar bis in die tropische Region Chinas, und es dürfte wohl kein Zufall sein, daß gerade diese Rasse hinsichtlich der Breite

[1]) Die nördlichen Grenzen des Verbreitungsgebietes sind in der Karte nur annähernd eingetragen, da mir die genaue Verbreitung der Art nicht bekannt ist, eine eingehende Durchsicht der sehr umfangreichen, mir größtenteils nicht zugänglichen faunistischen Literatur aber wegen der üblichen artlichen Verwechslung der *E. argiades* mit *E. alcetas* und *E. decolorata* ohnehin nicht zuverlässig wäre. Die südlichen Grenzen entsprechen der Wirklichkeit besser. Unbekannt ist mir nur die genauere Verbreitung in Kleinasien wie in einem Teil Südchinas, wo die Verbindung zwischen *hellotia* im Himalaja und dem Verbreitungsgebiet in Südchina noch unbekannt ist.

[2]) Auch südlicher, bei Tsingtau, sogar bis Schanghei, kommen ganz an europäische Frühjahrsgeneration erinnernde kleine Stücke vor, hie und da auch in inneren Teilen Chinas. Da es sich aber bei diesen Fällen um Körpergröße handelt, die von verschiedenen Faktoren abhängig sein kann, soll vorerst kein Urteil über die Natur der Variabilität der Körper-und Flügelgröße gefällt werden.

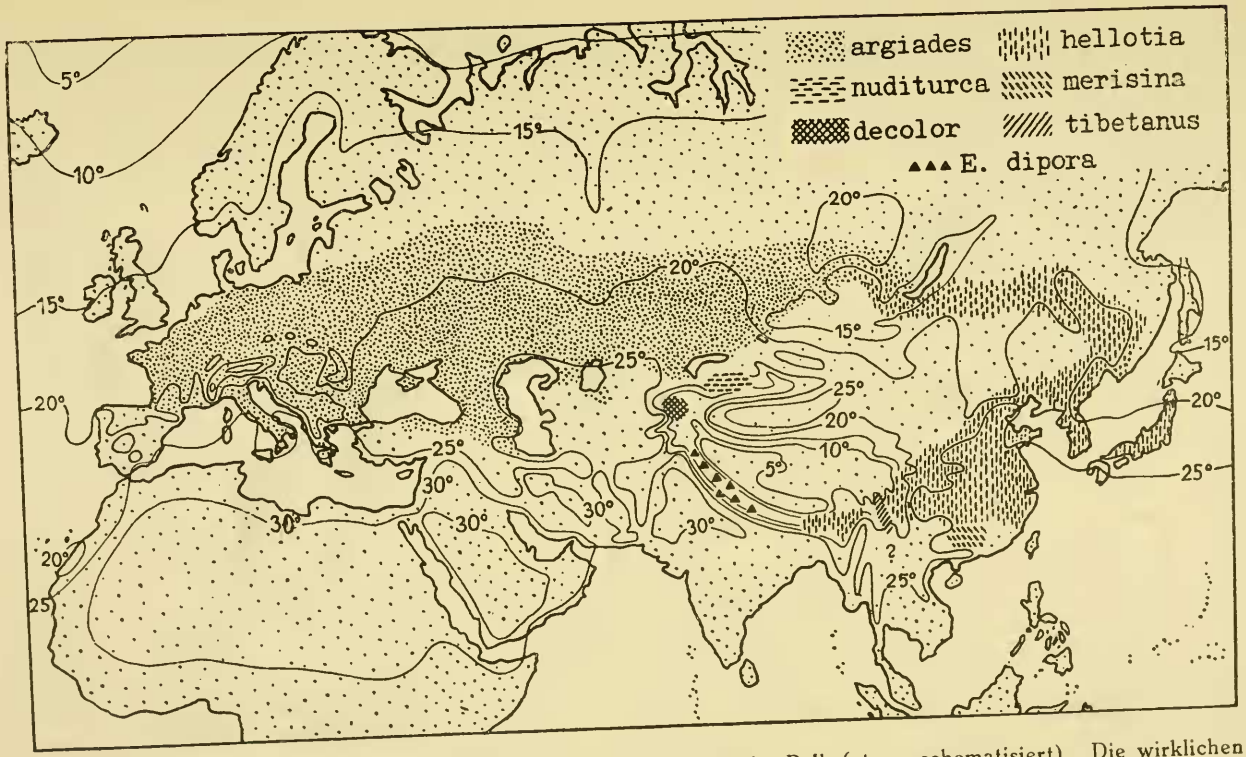

Abb. 2. Geographische Verbreitung der Rassen von *Everes argiades* Pall. (etwas schematisiert). Die wirklichen Juli-Isothermen etwas vereinfacht; nach Lautensach-Sydow-Wagner aus „Handbuch der geographischen Wissenschaften."

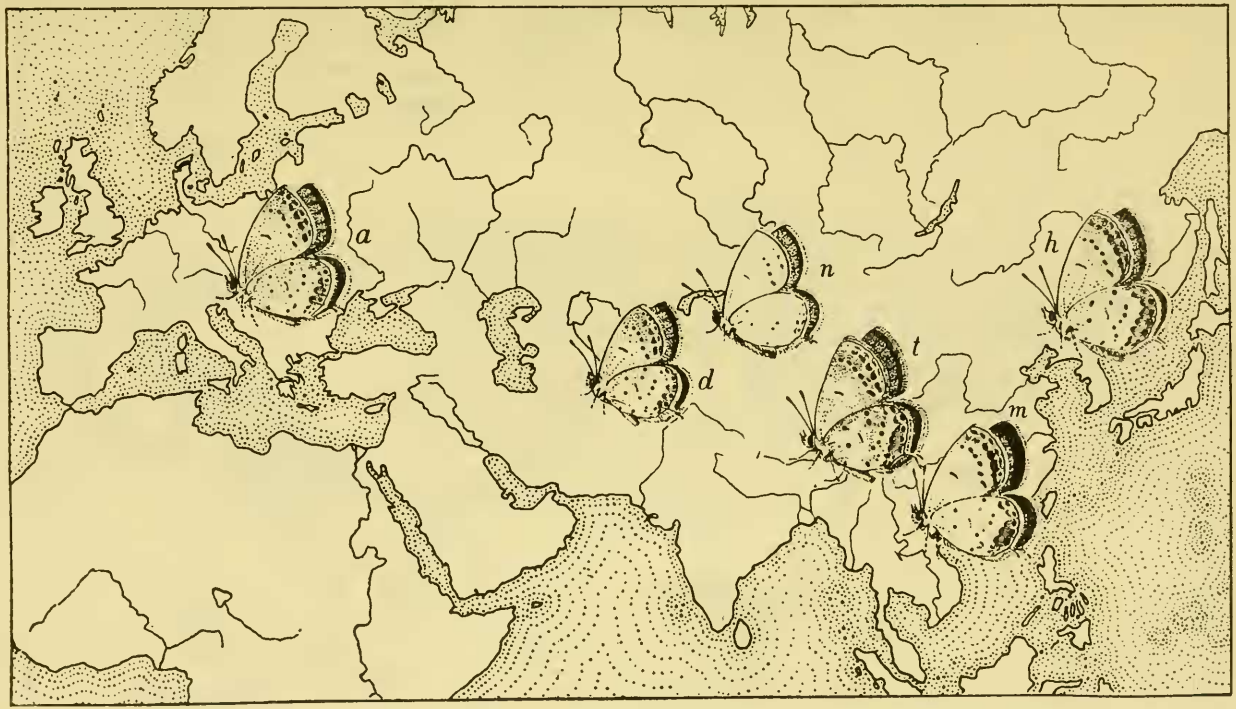

Abb. 3. Schematische Darstellung der geographischen Rassen von *E. argiades* Nach photographischen Aufnahmen; die Helligkeit des Grundtons ist etwas übertrieben. a = *argiades*, d = *decolor*, n = *nuditurca*, h = *hellotia*, m = *merisina*, t = *tibetanus*.

der schwarzen Randbinde den extremsten Entwicklungsgrad im Sinne der Wärmewirkung zeigt, da experimentell nachgewiesen wurde, daß die Randbinde mit steigender Wärme an Breite zunimmt.

Aus der Tatsache, daß die Rasse *hellotia* im Amurgebiet und in der Mandschurei in kältere Zonen von 20° bis 15° C, in den Hochgebirgen Westchinas sogar bis zur Isotherme von 10° C reicht, ohne von den Tieren der wärmsten (über 25° C) Gebiete konstant verschieden zu sein, ist zu schließen, daß ihre Merkmale erblich sind. Ein indirekter Beweis dafür, daß es sich bei *hellotia* nicht um Wärmemodifikationen handelt, könnte darin gesehen werden, daß durch Einwirken der Temperatur von 30° C auf die Puppen der europäischen Rasse die Merkmale der *hellotia* nicht erreicht werden konnten. Andererseits sind nirgends in Westasien und Südeuropa, nicht einmal als seltenste Ausnahmen, Falter von dem Aussehen der *hellotia* gefunden worden, obwohl mancherorts ähnlich hohe Temperaturen herrschen dürften wie in Ostasien. Es kann demnach *hellotia* weder eine Wärmemodifikation von *argiades* noch die letztere eine Kältemodifikation der *hellotia* sein, sondern die beiden müssen erblich verschiedene Rassen darstellen. Dasselbe gilt auch für die südlichste Rasse *merisina*.

Wir hätten also den früher erwähnten Fall von erblichen „Kopien" der Temperaturmodifikationen vor uns. Es ist demnach bei den besprochenen Rassen eine unbestrittene Parallelität zwischen Temperatur-Modifikation, Rassenmerkmalen und den klimatischen Zonen festzustellen.

Unbedingt erblichen Charakter müssen die Merkmale der Form *tibetanus* haben, da sie eine so weitgehende variationsstatistische Diskontinuität gegenüber *hellotia* zeigen, daß sie nicht mehr als Modifikationen gedeutet werden können. Auch die einzelnen Merkmale sind nicht in gleicher Richtung entwickelt, was meines Erachtens am meisten gegen die Modifikationsnatur spricht. So könnte das breite Analrot durch extremen Wärmeeinfluß, die gering entwickelte Bogenfleckenreihe dagegen durch Kältewirkung hervorgerufen sein. Allerdings ist *tibetanus* die höchst vorkommende *argiades*-Rasse (2800—3800 m), und es wäre nicht unwahrscheinlich, daß dieser Umstand bisher noch unbekannt modifikatorisch wirksam sein könnte. Aber in den Hochgebirgen Szetschwans steigt auch *hellotia* in beträchtliche Höhe (Sun-panting 2980 m, Kunkalaschan vielleicht

3000 m), trotzdem finden sich hier nirgends Anklänge an *tibetanus*. Die Form *tibetanus* ist also sicher nicht eine Hochgebirgsmodifikation, sonden eine erbliche Rasse.

Erblicher Natur muß auch die Form *decolor* Stgr. aus dem Fergana-Gebiet sein; sie hat ja die bei *argiades* sonst nirgends vorkommende blaugrüne Färbung der ♂-Oberseite, die der Färbung mancher *E. decolorata* ganz ähnlich ist. Auch einige andere Merkmale haben ein für *argiades* ziemlich fremdes Aussehen. Aber auch die Umweltbedingungen des *decolor*-Wohnortes sind nicht weniger markant: er grenzt zum Teil fast unmittelbar an die turkestanische Wüste Kyssyl-Kum, und es wäre wahrscheinlich, daß die klimatischen Besonderheiten des Wohnortes ihren Anteil an der Ausprägung der Rasse gehabt haben dürften. Die Merkmale dieser Rasse lassen sich aber im Vergleich mit den Temperaturmodifikationen in keine uns bekannte Abhängigkeit von der Temperatur bringen, sodaß es auch andere Erklärungsmöglichkeiten für ihre Entstehung gibt, wie dies im nächsten Kapitel näher erörtert werden soll.

An Hand des angestellten Vergleiches der Temperaturmodifikationen mit den Rassenmerkmalen und den klimatischen Verhältnissen des Artareales ist festzustellen:

1. Sechs von sieben geographischen Formen sind höchstwahrscheinlich erblich voneinander verschieden;
2. Vier von sechs Rassen zeigen eine den Temperaturmodifikationen analoge Merkmalsprogression;
3. Diese Merkmalsprogressionen lassen eine auffallende Übereinstimmung mit den klimatischen Abstufungen im Verbreitungsgebiet der Art erkennen;
4. Die zwei übrigen Rassen bewohnen zwar klimatisch extreme Gebiete, ihre Merkmale können aber in keine bekannte Abhängigkeit von Klimaeinflüssen gebracht werden.

Aus diesen Tatsachen läßt sich zwangslos schließen, daß die vier Rassen *argiades*, *nuditurca*, *hellotia* und *merisina*, durch klimatische Auslese entstanden sein dürften.

VII. Rassenmerkmale im Lichte der Wright'schen Formel und der Eliminationshypothese Reinig's.

Im Laufe der letzten Jahre sind einige Genetiker auf Grund mathematisch-theoretischer Überlegungen zu dem Ergebnis ge-

langt, daß erbliche Änderungen einer Population auch ganz unabhängig von Mutationen und Auslese der Umweltfaktoren zustande kommen kann. Die Konstanz der Allelhäufigkeitsverhältnisse (Hardy'sche Regel) gilt nur für unbegrenzt große Populationen, wie es sie in der Natur nicht gibt, während bei begrenzten Populationen der Zufall beträchtliche Veränderungen herbeiführen kann, und je kleiner eine Population ist, um so mehr wirkt sich der Zufall aus. (Wright'sche Formel.) Wenn sich in einer Generation rein zufallsmäßig das Häufigkeitsverhältnis der Allelpaare (A : a) zugunsten eines Allels verändert, so wird für die folgende Generation dieses neue Allelhäufigkeitsverhältnis maßgebend sein und die Wahrscheinlichkeit für ein bestimmtes Allelverhältnis wird eine andere sein als in der vorherigen Generation. Wenn sich nun zufällig die Häufigkeiten einzelner Allele in der Folge der Generationen in einer Richtung verschieben, wird es schließlich zum völligen Verlust eines Allelpartners kommen müßen. Anders ausgedrückt, aus einer heterozygoten ist eine homozygote Population entstanden. Und je individuenärmer eine Population ist, um so rascher wird sie von erblicher Mannigfaltigkeit (Heterozygotie) zur Einheitlichkeit (Homozygotie) umgewandelt. Die erbliche Änderung einer Population soll dadurch ohne jegliche Auslese herbeigeführt werden.

Wenn auch solche Überlegungen noch manches zu bedenken geben, so sind doch aus der Wright'schen Formel verschiedene wichtige Folgerungen abgeleitet worden, die für das Verständnis der Rassenverhältnisse wertvoll sein können. Eine solche Konsequenz ist der rein zufallsmäßige Zerfall einer Population in kleinere Unterpopulationen, wenn nur irgendwelche Ausbreitungsschranken, die den Individuenaustausch verhindern gegeben sind. Besonders an den Rändern der Verbreitungsgebiete bilden sich solche Kleinpopulationen leicht.

Die hypothetischen Ableitungen sind geeignet, einige Eigentümlichkeiten der Rassenverteilung bei *E. argiades*, vor allem die der Lage und Größe einzelner Rassenareale, dem Verständnis näher zu bringen. Wie aus der Abb. 2 (S. 467) zu ersehen ist, wird der weit größte Teil des Verbreitungsgebietes der Art von nur zwei Rassen bewohnt, *argiades* und *hellotia*, während die Areale der übrigen 4 Rassen geradezu verschwindend klein sind. Im umgekehrten Verhältnis zur Größe der Rassenareale steht der Grad der Rassenunterschiede: die zwei verbreitetsten Rassen sind am wenigsten voneinander verschieden, wäh-

rend gerade die Rassen mit geringem Verbreitungsgebiet so auffällige Unterschiede zeigen, daß man einige fast für Arten halten könnte, wenn sie nicht eigene Gebiete bewohnen würden. Und drittens: die Areale der Rassen mit geringer Verbreitung liegen ausschließlich am Rande des Verbreitungsgebietes der zwei weitverbreiteten Rassen. Ich habe solche Rassen, ohne Kenntnis von der Wright'schen Formel zu haben, Randrassen genannt.

Es ist schon im vorigen Kapitel betont worden, daß die Ausdifferenzierung der Randrassen *decolor* und *tibetanus* zwar nach dem gut isolierten Areal verständlich ist, ihre Merkmale sich aber nicht durch den für andere Rassen gültigen klimatischen Einfluß erklären lassen. Die Wright'sche Formel überbrückt diese Schwierigkeit, da es durch zufälligen Allelverlust in gut isolierten Gebieten zur Bildung von Kleinpopulationen kommen kann, deren Merkmale in keinem Abhängigkeitsverhältnis zu den Außenbedingungen stehen müssen. Es ist klar, daß die gleiche Entstehungsweise auch für die zwei übrigen Randrassen *nuditurca* und *merisina* gelten könnte, da man sich auch ihre Merkmale, die sonst als umweltbezogen zu deuten sind, ebenso gut als zufällig entstanden denken kann.

Gerade in solchem Allelerklären liegt aber die Gefahr dieser Evolutionslehre für die Wissenschaft, da mit Hilfe des Zufalls alles eine Erklärung finden kann, gerade da er ja keiner Erklärung bedarf.

Daß aber einige Randrassen nicht nur durch Zufall, sondern noch besser als umweltbezogen entstanden aufzufassen sind, darauf weist der Grad der Verschiedenheit zwischen den Randrassen und den Hauptrassen hin. Die beiden Hauptrassen *argiades* und *hellotia* unterscheiden sich von allen Rassen am wenigsten voneinander, während die engbegrenzten Randrassen sowohl untereinander wie auch gegenüber den Hauptrassen weit größere Unterschiede aufweisen. Allerdings ließe sich dies auch mit dem zufällig verschieden ausgefallenen Homozygotwerden der Kleinpopulationen erklären, überzeugender erscheint aber die Erklärung, die in den Umweltfaktoren die Ursache dieser Erscheinung sieht. Die vier Randrassen befinden sich nämlich nicht nur auf der Arealgrenze, sondern zugleich an der Grenze der Lebensmöglichkeit der Art. Denn wenn dem nicht so wäre, dann würde auch nicht verständlich sein, warum die Art nach der Eiszeit den langen Weg von Ostasien bis zur atlantischen

Küste Europas zurücklegte, ohne sich auch nord- und südwärts ähnlich weit zu verbreiten. Die kontinentalen Trockenland-Arealgrenzen des *E. argiades* sind somit auch seine Lebensmöglichkeitsgrenzen. Sollte es nun ein Wunder sein, wenn sich an der Grenze der Lebensmöglichkeit, wo außerdem noch die notwendigen Isolationsbedingungen durch Hochgebirgsketten oder Wüsten erfüllt sind, stärker differenzierte Rassen ausbilden als das im Optimum der Fall ist.

Daß wir aber solche Randrassen nur an der südlichen Grenze des Areals finden und nicht auch an der nördlichen, die ja noch mehr eine Lebensmöglichkeitsgrenze als die erstere ist, kann leicht durch das Fehlen der Ausbreitungsschranken in dem offenen russisch-sibirischen Gelände erklärt werden. Vielleicht gehen infolge Mangels an Wanderungshindernissen die Auswanderer von Süden ständig zu Grunde, bevor neue lebensfähige Mutationen zur Bildung gelangen.

Nur für das Meer, das im Westen fast die Hälfte der Verbreitungsgrenzen der Art einnimmt, gilt nicht das Gleiche wie für die Trockenlandgrenzen. Das Meer bildet zwar Ausbreitungsschranken, aber an seinen Küsten herrschen keine so besonderen Umweltbedingungen für die Art, um auf dieser Arealgrenze eigene geographische Formen erscheinen zu lassen.

Daß bei der Rassenbildung nicht allein die Isolation, sondern gleichzeitig auch die Umweltfaktoren tätig sein dürften, zeigt am besten die japanische Insel, auf der sich keine besondere *argiades*-Rasse ausgebildet hat. Die Insel ist aber nach den Temperaturverhältnissen nicht viel von dem benachbarten Kontinentalareal der Art verschieden.

Somit sind die Bedingungen für die Bildung der Randrassen nur auf einem Teil der Arealgrenze der Art gegeben, und zwar dort, wo durch Steppen einerseits und Hochgebirgszüge andererseits gleichzeitig extreme klimatische Bedingungen mit räumlicher Isolation zusammentreffen. So wäre auch erklärlich, daß die Randrassen nur auf $^1/_{20}$ des ganzen Arealumfanges der Art zur Bildung kamen. Ob dieser geringe Anteil von Randrassen auch mit der Wright'schen Formel in Einklang zu bringen ist, erscheint zweifelhaft, da es isolierte, aber klimatisch nicht besonders ausgezeichnete Gebiete auch anderswo am Areal der Art gibt.

Die Eliminationshypothese Reinigs. Für die Entstehung der Merkmalsabstufungen bei den geographischen Rassen

einer Art, die bisher hauptsächlich in Beziehung zu den klimatischen Faktoren gesetzt wurden, glaubte Reinig (1938) eine andere Erklärung gefunden zu haben. Er stellt sich vor, daß die Merkmalsprogressionen durch den Allelverlust, den die Arten während des Auswanderns aus ihren eiszeitlichen Rückzugsgebieten in die Invasionsgebiete erlitten haben, entstanden sind. Bei polymer bedingten Merkmalen würde solche Allelelimination zur Merkmalsregression von dem Rückzugsgebiet nach den Invasionsgebieten führen. Vor allem bei der Körpergröße, die ja immer auf polymeren Genen beruht, wird sich somit eine Abnahme der Körpergröße von dem Refugialgebiet nach den nacheiszeitlichen Besiedlungsgebieten bemerkbar machen müssen. Die für die Warmblüter aufgestellte Bergmann'sche Regel (wie auch andere Klimaregeln) wären somit nicht durch Klima bedingt, sondern auf bloßen zufälligen Allelverlust zurückzuführen. Es ist bereits zu einem Meinungsaustausch zwischen den Anhängern der Klima-Regeln und Reinig gekommen (Rensch, 1938, 1941).

Nun hat aber die genetische Analyse der Reinig'schen Eliminationshypothese zu dem Ergebnis geführt, daß diese oberflächlich aufgeworfene Ansicht in ihrer einfachen allgemeinen Darstellung gar nicht richtig ist! Den Fehler hat vor kurzem Ulrich (1942) klar hervorgehoben und darauf hingewiesen, daß Reinig's Ansicht „auf einer Verkennung des Wesens der Allelie bei polymeren Genen" beruht. „Denn Elimination, Verlust eines Allels, bedeutet ja nicht den totalen Ausfall eines Gens, sondern Ersatz des eliminierten Allels durch sein Partnerallel". Elimination kann somit zur zufälligen Abnahme oder Zunahme der Körpergröße führen (wie dies die Wright'sche Formel besagt), „auf keinen Fall aber wird sich eine regelmäßige zentrifugale Größenabnahme ergeben" (Ulrich).

Die Reinig'sche Regel der Größenabnahme könnte nur dann gültig sein, wenn alle oder die Mehrzahl der die Größe fördernden Allele dominat gegenüber den nichtfördernden Allelen wären. Nur dann würde sich bei zufällig gleich häufigem Verlust der dominanten und rezesiven Allele der Ausfall der dominanten in einer zentrifugalen Größenabnahme offenbaren. Wenn solche Vorraussetzungen für die genische Zusammensetzung der Körpergröße nach den Erscheinungen des Bastard-Luxurierens gewissermassen noch anzunehmen wären, trifft für andere Merkmale, für welche Reinig seine Hypothese anwendbar hält, derartiges nicht zu, oder es müßte erst nachgewiesen werden.

Da somit die Reinig'sche Eliminationshypothese allgemeiner Gültigkeit entbehrt und nur in speziellen genetisch genau bekannten Verhältnissen, wie sie in unserem Falle nicht vorliegen, geprüft werden könnte, wäre es auch unnötig, an sie näher heranzutreten. Wir wollen jedoch kurz die Hypothese an unserem Objekt zu prüfen versuchen.

Eine schwache Seite der Reinig'schen Hypothese in ihrer Anwendung auf konkrete Fälle liegt in der Unmöglichkeit genauer Feststellung der eiszeitlichen Rückzugsgebiete. So ist es auch bei *E. argiades*. Nach der rezenten Ausbreitung der Art zu urteilen, ist schwer zu entscheiden, ob die Art in einem oder in mehreren Refugien die Eiszeit überdauerte. Daß in dem ostasiatisch-pazifischem Gebiet ein Refugium der *argiades* gelegen sein dürfte, geht schon daraus hervor, daß in diesem Gebiet die meisten *Everes*-Arten vorkommen. Mit einem einzigen Refugialzentrum ist aber nicht leicht der vielfach größere westliche Arealteil der Art in Einklang zu bringen, um so weniger als seine Besiedlung nur durch den schmalen Durchgang zwischen dem Baikalsee und dem Sajangebirge erfolgen konnte. Es drängt sich somit der Gedanke eines zweiten Refugiums in Südeuropa auf, welcher Annahme widerum das Fehlen der *argiades*, in Spanien und Kleinasien widerspricht. Auch die Spaltung der *argiades* in zwei Großrassen, eine europäisch-sibirische (*argiades*) und eine ostasiatisch-pazifische (*hellotia*) spricht ebenfalls für zwei Refugialgebiete.

Von der richtigen Bestimmung der Rückzugsgebiete hängt aber wesentlich auch die richtige Beurteilung der Merkmalsprogressionen ab, wenn nicht umgekehrt nach den letzteren die Lage der Refugien bestimmt werden soll, was offenbar sehr verlockend sein kann.

Bei *E. argiades* sind Merkmalsprogressionen festgestellt worden: die schwarze und rotbraune Pigmentierung nimmt von Westen nach Osten zu und erreicht in Südchina die höchste Stufe (Abb. 3. S. 468), Das würde gut mit dem angenommenen Rückzugsgebiet in China übereinstimmen. Aber die Pigmentprogression macht sich nur bis Ostsibirien bemerkbar, weiter westlich bleibt die Pigmentation über das ganze große Verbreitungsgebiet unverändert, die Randrassen *nuditurca* und *decolor* ausgenommen, um erst im nordwestlichen Europa wieder etwas abzunehmen. Da aber für diese letzte Pigmentabnahme mit

viel Wahrscheinlichkeit angenommen wurde, daß sie nicht auf erblicher Grundlage beruht, würde im ganzen europäisch-sibirischen Areal gar keine Allelelimination stattgefunden haben, was nicht leicht mit einem Refugialgebiet in China vereinbar ist. Aber auch bei der Annahme eines zweiten Rückzugsgebiets in Südeuropa bleibt die große Einheitlichkeit der Rasse *argiades* nach der Eliminationshypothese unerklärt. Ja, im Falle eines Refugiums in Südeuropa, wäre noch unverständlicher, wie es zur Pigmentabnahme auf der kurzen Entfernung von Süd- bis Nordwesteuropa kommen konnte, ohne daß es in dem fünffach längeren Teil des Areales zu einer Abnahme gekommen ist.

Der ganze Sachverhalt läßt sich indessen weit befriedigender mit den klimatischen Verhältnissen der Rassen-Areale in Einklang bringen, wie dies oben getan wurde.

Läßt man aber die erwähnten „Einzelheiten" außer Acht, so stimmt die Reinig'sche Regel mit dem Tatbestand im allgemeinen überein. Das ist aber auch kein Wunder. Sind doch die eiszeitlichen Rückzugsgebiete die wärmsten gewesen und es im Großen und Ganzen noch bis heute geblieben, sodaß sich die Invasionsrichtungen und damit auch die Merkmalsabstufungen mit den klimatischen Abstufungen der Rassenareale doch decken müssen. Es ließe sich somit, wenigstens bei den Poikylothermen, nie feststellen, ob die Merkmalsprogression durch klimatische Auslese oder Elimination, oder beides zusammen zustande gekommen ist. Die Richtigkeit der Eliminations-Hypothese könnte eigentlich nur an selektionsindifferenten Merkmalen bewiesen werden. Für welches Merkmal kann aber behauptet werden, daß es keinen, wenn auch nur indirekten Selektionswert hat!

Es sei noch erwähnt, daß mit der ost-westlichen Regression der Flügelpigmentierung auch die Abstufung der Flügelgröße insoweit übereinstimmt, als die größten Falter in Südwestchina (Kunkalaschan, 34 mm) gefunden worden sind, aber eine Abnahme der Flügelgröße bis zum westlichsten Verbreitungspunkt der Art in Europa nicht größer ist als dies bereits in Ostasien zutrifft.

Alles in allem läßt sich der Schluß ziehen, daß — auch ohne Rücksichtsnahme auf die sehr beschränkte Anwendung, die der Reinig'sche Regel nach der genetischen Kritik noch übrigbleibt — die Merkmalsprogressionen bei *E. argiades* besser durch die Annahme der klimatischen Auslese als durch die Eliminationshypothese erklärt werden können.

VIII. Zusammenfassung.

Untersucht wurden Modifikationen und geographische Rassen von *E. argiades* Pall.

1. Unter die Modifikationen fällt der Saisondimorphismus, der, wie experimentell festgestellt wurde, nur von dem Einfluß der Temperatur auf die sensible Puppenperiode abhängt, abgesehen von der verminderten Körpergröße der Frühjahrsgeneration, die eine Folge des Winterschlafes (Diapause) ist.

2. Die niedere Temperatur bewirkt eine Abnahme des schwarzen und gelbroten Pigments, sodaß im extemen Falle oberseits hellblaue ♂♂ mit ganz dünnem schwarzen Rand und fast ganz blaue ♀♀, beide mit stark verminderten oder gar fehlenden Augenflecken und den übrigen schwarzen rotgelben Zeichnungselementen auf der Unterseite der Flügel entstehen.

3. Aus dem Verbreitungsgebiet der Art sind bisher mit Sicherheit 7 geographische Formen bekannt, von denen 6 höchstwahrscheinlich erbliche Rassen sind.

4. Bei Rassen ist der Charakter ihrer Merkmale den Temperaturmodifikationen analog, da die Merkmalsprogressionen Übereinstimmung mit den Temperaturabstufungen der Rassenareale erkennen lassen. Weder die Wright'sche Formel noch die Reinig'sche Eliminationshypothese stimmen mit dem Tatbestand so gut überein, wie dies für die Annahme der klimatischen Umweltbezogenheit der Rassenmerkmale gilt. Nur bei 2 Rassen konnte der Charakter der Merkmale in kein bekanntes Verhältnis zur Temperatur gebracht werden.

5. Zwei von den sechs Rassen nehmen fast das ganze Verbreitungsgebiet der Art in Anspruch (eine europäisch-westasiatische und eine ostasiatische Rasse), während die übrigen 4 nur ganz engbegrenzte Randrassen sind. Auch dieser Umstand läßt sich befriedigender durch Auslese klimatischer Faktoren als durch den zufallsmässigen Populationszerfall nach der Wright'schen Formel erklären, da die Randrassen nur an wenigen gut isolierten klimatisch eigentümlichen Stellen des Artareales liegen, während die zufällige Alleländerung der Population auch noch anderswo zutreffen dürfte.

Schriftenverzeichnis.

1. Chapman, T. A. (1908) A mimetic group of Indian Celastrinids, Cyaniris and Everes. Proc. zool. Soc. London. p. 506.
2. Dobzhansky, Th. (1939) Die Genetischen Grundlagen der Artbildung. G. Fischer, Jena.
3. DuRietz, G. E. (1930) The fundamental Units of Biological Taxonomy' Svensk. Bot. Tidskr. 24.
4. Evans, (1932) Ident. Indian Butterfl. 2. Ausg.
5. Haase-Bessell, G. (1941) Der Evolutionsgedanke in seiner heutigen Fassung. G. Fischer, Jena.
6. Kühnelt, (1942) Prinzipien der Systematik. Handbuch der Biologie Bd. I
7. Lorković, Z. (1929). Unterschiede zwischen homo- und heterodynamer Entwicklung der Insekten. Kroatisch. Jahrb. d. Univ. Zagreb.
8. Lorković, Z. (1938|42). Studien über den Speziesbegriff. II. Artberechtigung von *Everes argiades* Pall., *E. alcetas* Hffgg. und *E. decolorata* Stgr. Mitt. Münch. Ent. Ges. Jahrg. 28. und 32.
9. Ménétriés, E. (1857). Descriptions des nouvelles espèces de lépidoptères diurnes de la coll. de l'acad. imp. des scien. II. Partie. p. 124. Enum. corp. animal. mus. imp. acad. scient. petropol. Pars II.
10. Moore (1865). List of Diurnal Lepidoptera collected by Capt. A. M. Lang in the N. W. Himalajas. Proc. zool. Soc. London. p. 506.
11. Pallas (1771). Reisen durch verschiedene Provinzen des russischen Reiches. Tom. I. p. 472.
12. Reinig, W. F. (1937). Die Holarktis. G. Fischer, Jena.
13. Reinig, W. F. (1938). Elimination und Selektion. G. Fischer, Jena.
14. Rensch, B. (1929). Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin.
15. Rensch, B. (1934) Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. Leipzig.
16. Rensch, B. (1938), Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homöothermen Tieren zu Recht? Archiv für Naturgeschichte. N. F. Bd. 7.
17. Rühl-Heyne (1895). Palaearktische Großschmetterlinge. p. 751.
18. Seitz, A. (1909). Die Großschmetterlinge der Erde. I. Bd. Die Palaearktischen Tagfalter. (1914). IX. Bd. Die Indo-austral'schen Tagfalter.
19. Staudinger, O. (1886), Stett. entom. Zeit. p. 203.
20. Süffert, F. (1924) Bestimmungsfaktoren des Zeichnungsmusters beim Saisondimorphismus von *Araschnia levana* u. *prorsa*. Biol. Zentralbl. 44.
21. Ulrich, H. (1942). Genetik und Artbildung. Fortschr. d. Zoologie. Bd. 6.

Phylogenetische, biogeographische und systematische Studien über ungeflügelte Tenebrioniden. (Col. Tenebr.)

Von C. Koch, Sammlung G. Frey, München.

(Mit 13 Figuren.)

IV.

§ 29. Beitrag zur Gattungskenntnis der Erodiini.

Die Systematik der zahlreichen Gattungen der Tribus *Erodiini* liegt heute noch im Argen, obwohl ein gründliches Studium dieser Gattungen immer wieder zeigt, daß ihre systematische Abgrenzung als selbständige Gattungen zum Großteil begründet ist. Der Hauptgrund, warum diese Gattungen für den nicht Eingearbeiteten nur schwierig zu trennen sind, liegt wohl darin, daß eine Gesamtübersicht über sämtliche bisher bekannt gemachten Gattungen dieser Tribus fehlt, denn die Arbeit Reitters[1]), die einige ausgezeichnete neue Bestimmungsmerkmale bringt und fast alle damals bekannten Gattungen beinhaltet, wird illusorisch durch eine ein Jahr später von Lesne[2]) erschienene Arbeit über die ostafrikanischen *Erodiini*, in der Professor P. Lesne zwar mehrere neue Gattungen beschreibt, diese jedoch nur von den wenigen damals bekannten ostafrikanischen Gattungen unterscheidet, sie aber nicht in das System der übrigen *Erodiini* eingliedert. Ein nachträgliches Einpassen der Lesne'schen Gattungen in die Reitter'sche Tabelle aber ist praktisch unmöglich, da die Reitter'sche Systematik seiner *Erodiini* sich vor allem auf die Bildung des Clypeus und der elytralen Epipleuren stützt, während Lesne hauptsächlich die Form der Mandibel und der apikalen Konstruktionen der Flügeldecken berücksichtigt. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, daß zahlreiche von modernen Autoren beschriebene Arten in

[1]) Deutsch. Entom. Zeitschr. 1914. 44.

[2]) Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris, XXI. 1915. 225.

falsche Gattungen gestellt wurden, da diesen Autoren ein Überblick über die natürliche Gruppierung der vielen Gattungen der *Erodiini* fehlte. Als Folge davon sind dann die völlig irreführenden zoogeographischen Verbreitungsbilder entstanden, die auf Gattungen basierten, deren artliche Zusammensetzung künstlich und falsch ist.

Wenn ich auch mit diesen Zeilen in keiner Weise beabsichtige, bereits eine erschöpfende Revision dieser Tribus zu geben, so scheint es mir doch, vor Allem zum besseren Verständnis der im Folgenden von mir neu beschriebenen Gattungen, nützlich, einen kurzen Überblick über die Gattungen der *Erodiini* zu veröffentlichen, in erster Linie mich auf natürliche und innerhalb der Gattungen konstante Charaktere stützend.

Bei der natürlichen Einteilung der *Erodiini* spielt die apikale Konstruktion der Flügeldecken eine große Rolle. Ihr Studium ergibt zwei prinzipielle Typen:

a) *die doppelt oder einfach gekielte Flügeldeckenspitze.* — Sie entsteht durch die rückwärts kielig verdickte innere Epipleuralleiste und die ebenfalls apikal kielig verdickte äußere Seitenrandung der Flügeldecken. Beide stoßen an der extremen Spitze auf einander und schließen daher bis zur Spitze selbst einen Längsraum ein, der nach Reitter als „Pseudopleuren" zu bezeichnen wäre. Da jedoch bei vielen der hierher gehörenden *Erodiini* die innere Epipleuralleiste erst apikal ausgebildet ist, scheint dieser Pseudopleuralraum nur auf die Flügeldeckenspitze beschränkt. Von rückwärts betrachtet entsteht auf diese Weise das Bild der doppelt gekielten Spitze der Flügeldecken. (Fig. 1. u. 2.)

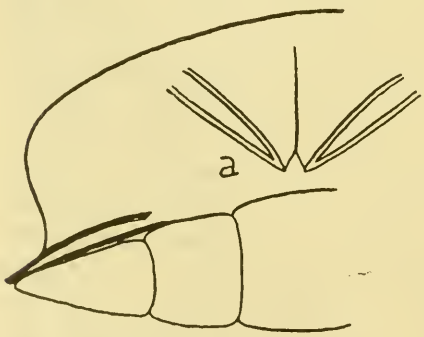

Fig. 1. Flügeldeckenspitze eines *Piestognathus Douei* Luc. in Lateralansicht. — a) apikaleKonstruktion, von oben gesehen.

Bei einigen *Erodiini* aber (der Gruppe der *Arthrodosis*-artigen) ist die Spitze der Flügeldecken nur einfach kielig begrenzt. (Fig. 3). Diese Struktur entspricht aber im Prinzip vollständig der vorher geschilderten der doppelt gekielten Flügeldeckenspitze, da der äußere Kiel der Seitenrandung auf die Unterseite der Flügeldeckenspitze gerückt, daher weder von der Seite, noch von

oben oder rückwärts sichtbar ist, sondern nur bei der Ansicht von unten her wahrgenommen werden kann. In diesem Fall fehlt der apikale Pseudopleuralraum und die Flügeldecken scheinen an ihrer Spitze einfach kielig begrenzt.

Diese Konstruktion der doppelt, seltener einfach kieligen Flügeldeckenspitze findet sich beim Großteil der mit der Gattung *Erodius* zunächst verwandten *Erodiini*.

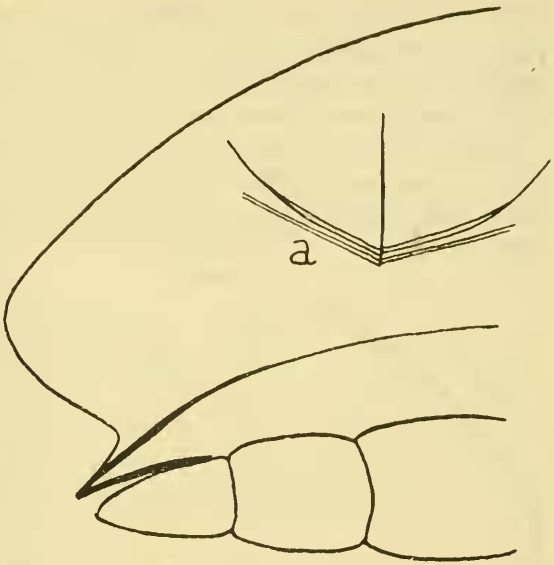

Fig. 2. Flügeldeckenspitze eines *Apentanodes* spec. in Lateralansicht. — a) apikale Konstruktion, von oben gesehen.

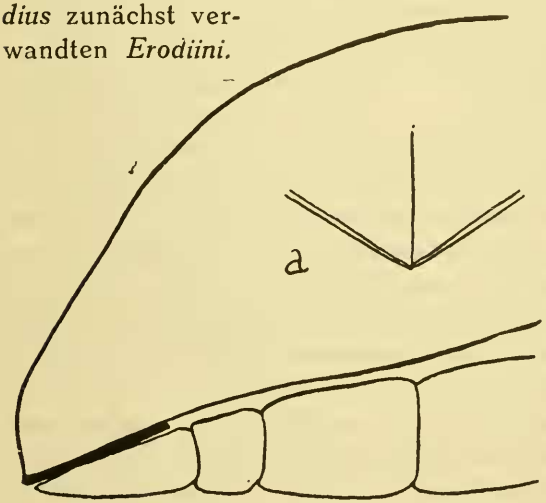

Fig. 3. Flügeldeckenspitze eines *Arthrodosis*-artigen Erodiers in Lateralansicht. — a) apikale Konstruktion, von oben gesehen.

b) *die mit einer apikalen Epipleuralschwiele versehene Flügeldeckenspitze.* — Diese Bildung scheint unter den Tenebrioniden allein einigen Gattungen der *Erodiini* eigen zu sein, die ich als *arthrodeide Erodiini* von den übrigen, den *erodioiden* abtrenne. Die innere Epipleuralleiste und der apikale Seitenrand der Flügeldecken sind miteinander zu einem dicken Längswulst vereinigt, welcher in der Nahtregion eine wulstig erhabene dreieckige Schwiele ausbildet. Eine Unterscheidung von Epipleuralleiste, Seitenrandung

und Pseudopleuren ist in diesem Falle naturgemäß nicht mehr möglich. Der apikale Absturz der Flügeldecken ist im Zusammenhang mit dieser apikalen Konstruktion immer überwölbt und durch eine quere Einschnürung sackartig von der apikalen Epipleuralschwiele abgesetzt (Fig. 4). Zu dieser eigentümlichen Gruppe gehören die Gattungen *Arthrohyalus*, *Arthrodinus*, *Apentanes*, *Arthrodeis Leptonychus*, *Bulbulus*, *Capricephalius* und *Spyrathus*.

Fig. 4. Flügeldeckenspitze eines *arthrodeiden* Erodiers (*Leptonychus* spec.). — a) apikale Konstruktion, von oben gesehen.

Im Zusammenhang mit der Definition der verschiedenartigen Konstruktionen der apikalen Begrenzung der Flügeldecken möchte ich darauf hinweisen, daß beim Großteil der *Erodiini* (oder bei allen?) eine eigene Begrenzung der Flügeldecken nach innen zu, also ein echter Seitenrand nicht, beziehungsweise nur apikal, ungefähr in der Länge des beweglichen Analsternites vorhanden ist. In ihrem ganzen restlichen Verlauf sind die Flügeldecken latero-ventral solide mit der Seitenrandung der abdominalen Ringe verbunden und fehlt jede Spur einer elytralen Begrenzung diesen ventralen Somiten gegenüber. Dagegen ist entweder über die ganze Länge der Flügeldecken oder aber basal, immer aber apikal eine linienartige Begrenzung der diskalen Wölbung an den Seiten der Flügeldecken vorhanden, die, von den Schultern ausgehend, in verschiedenartiger Kurvung die Spitze erreicht und auf den Seiten der Flügeldecken selbst einen Längsraum zwischen dieser sogenannten Epipleurallinie oder Epipleuralbegrenzung und den ventralen Somiten einschließt, welcher in der Systematik mit dem Terminus „falsche Epipleuren" oder „Pseudopleuren" bezeichnet wird. Echte Epipleuren aber finden sich bei den *Erodiini* nur apikal, längs den Seiten des zum Zwecke der Kopulation und der Subelytralatmung klappenartig beweglichen Analsternites. Diese echten Epipleuren sind die bei der Gruppe a) der apikalen Konstruktionen er-

wähnten äußeren Kiele der Seitenrandung, welche an der Spitze mit dem kielig verdickten apikalen Teil der Epipleurallinie zusammentreffen, manchmal aber auch auf die Unterseite der Flügeldeckenspitze gerückt sein können (*Arthrodosis*-artige *Erodiini*).

Auf Grund dieser apikalen Konstruktionen in Verbindung mit der fehlenden oder vorhandenen langen Bewimperung der Innenseite der Vorderschienen und anderer Merkmale lassen sich die *Erodiini* gut in die folgenden, ziemlich natürlichen Gruppen gliedern:

1) **Arthrodeide Erodiini**: mit apikaler Epipleuralschwiele und hochgewölbten, die Spitze überwölbenden Flügeldecken.

Die Verbreitung der *arthrodeiden Erodiini* ist eine stark diskontinuierliche, inselartige, dadurch von den geschlossenen Verbreitungsgebieten der *erodioiden Erodiini*-Gruppen abweichende und nähert sich in ihrem Verhalten dem saharos-indischen Verbreitungstypus.

Es lassen sich drei scharf voneinander getrennte Areale feststellen: ein atlantisches, ein ostmediterranes und ein äthiopisch-orientalisches.

Die westliche, atlantische Verbreitungszone, in der die überwiegende Mehrheit der *arthrodeiden Erodiini* leben, umfaßt die Canarischen Inseln, die atlantische Küste Marokkos und Mauretaniens, die westliche Sahara und das Senegalgebiet. Hier wohnen die Gattungen *Arthrohyalus*, *Arthrodinus*, *Apentanes*, *Leptonychus* und der Großteil der *Arthrodeis*.

Das ostmediterrane Verbreitungsgebiet ist sehr klein und nimmt bloß die Mittelmeerküste des östlichen Nordafrikas (Ägypten, Cyrenaika, östliches Tripolitanien) ein, wo eine einzige Art, *Arthrodeis rotundatus*, in Rassen aufgespalten, vorkommt.

Die von diesen Gebieten weit entfernte, charakteristische äthiopisch-orientalisch ausgerichtete Verbreitungszone erstreckt sich von den afrikanischen und arabischen Küsten des Bab-el-Mandeb über Ost-Arabien und das südliche Persien nach dem indischen Belutschistan und reliktär bis Hinterindien. Die dieses Gebiet bewohnenden Formen gehören den Gattungen *Bulbulus*, *Capricephalius* und *Spyrathus* an.

Diese drei Verbreitungsgebiete sind alle voneinander durch weite Verbreitungslücken getrennt. Am auffallendsten tritt diese Diskontinuität innerhalb der Gattung *Arthrodeis* selbst zu Tage. Während der ostmediterrane *Arthr. rotundatus* Sol. (sensu lato) das Mariout- und Marmarika-Gebiet bewohnt, dann, den Gebel

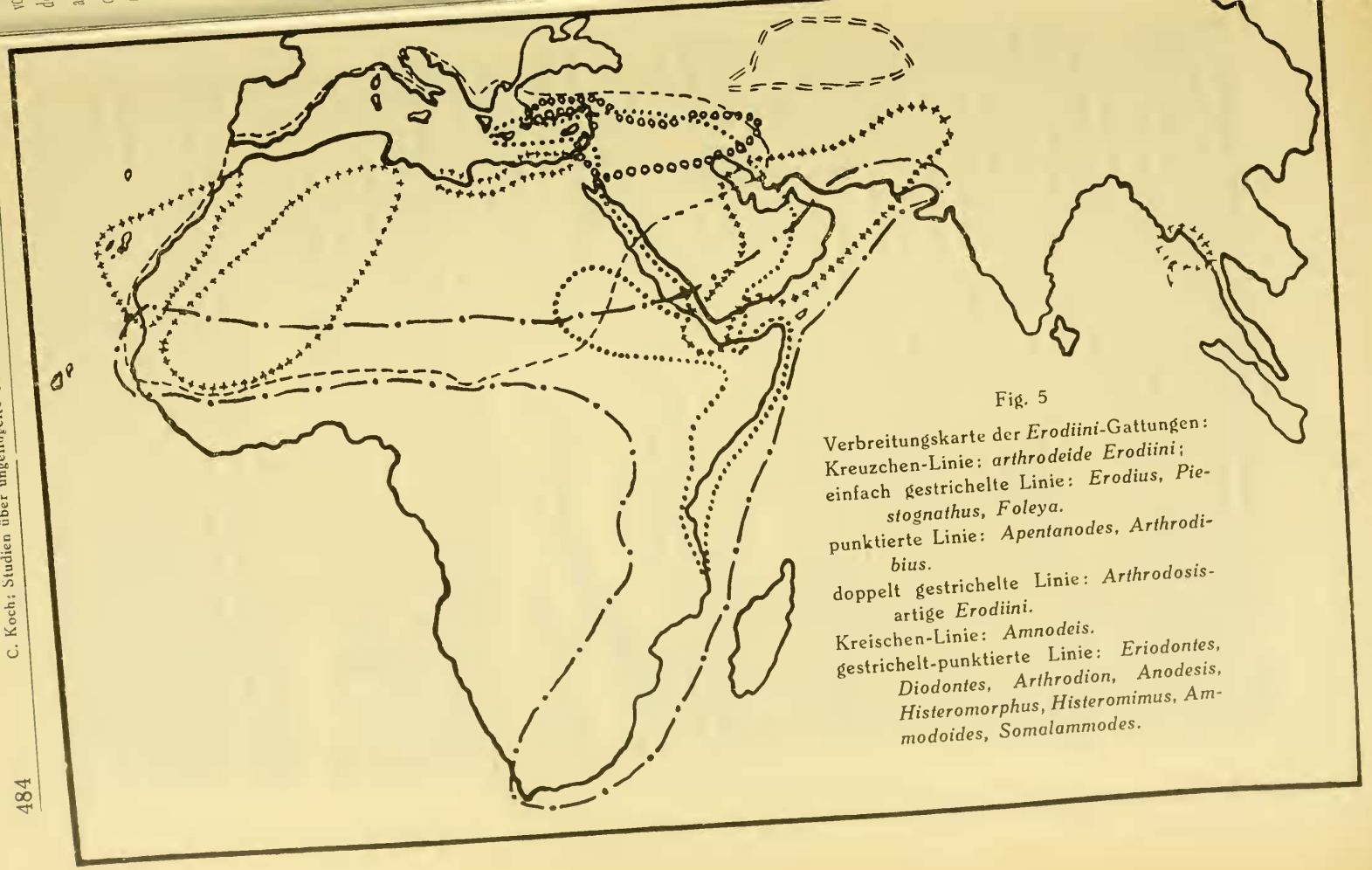

Fig. 5

Verbreitungskarte der *Erodiini*-Gattungen:
Kreuzchen-Linie: *arthrodeide Erodiini*;
einfach gestrichelte Linie: *Erodius, Piestognathus, Foleya.*
punktierte Linie: *Apentanodes, Arthrodibius.*
doppelt gestrichelte Linie: *Arthrodosis*-artige *Erodiini.*
Kreischen-Linie: *Amnodeis.*
gestrichelt-punktierte Linie: *Eriodontes, Diodontes, Arthrodion, Anodesis, Histeromorphus, Histeromimus, Ammodoides, Somalammodes.*

von Barka umgehend[1]), erst wieder in den littoralen Steppen der westlichen Cyrenaika von Agedabia an der Mittelmeerküste auftaucht, von wo er bis in das östliche Tripolitanien[2]) vordringt, sind die atlantischen *Arthrodeis* auf die vom atlantischen Ozean bespülten Küstenstriche der Canarischen Inseln und des afrikanischen Kontinents, von Casablanca bis in das Senegalgebiet, streng lokalisiert. Sie dringen in Afrika kontinental höchstens in küstennahe Landstriche der marokkanischen Chaouia, manchmal noch weiter bis in die Meseta Marokkos, in die Sous-Steppe und die atlantische Sahara ein. Es besteht demnach zwischen diesen atlantischen, in starker Artentwicklung befindlichen *Arthrodeis* und dem ziemlich erstarrten Rassenkreis des ostmediterranen *rotundatus*, eine enorme Verbreitungslücke, die sich vom östlichen Tripolitanien über die ganzen zentralen und westlichen Küsten Nordafrikas (westl. Tripolitanien, Tunesien, Algerien und Marokko) bis an die atlantische Küste erstreckt.

Eine einzige *arthrodeide Erodiini*-Gattung, die Gruppe der *Leptonychus*, führt eine kontinentale Lebensweise, ist tief in die Sahara selbst eingedrungen und zeigt eine streng eremische Valenz: sie besiedelt die westliche Sahara in schräger, südwest-nordöstlicher Richtung, vom Senegalgebiet bis in das littorale Steppengebiet des westlichen Tripolitaniens. Trotz diesen weit nach dem Osten vorgeschobenen Stationen der kontinentalen *Leptonychus* befindet sich zwischen diesem atlantischen und ostmediterranen Areal eine relativ gut erforschte Verbreitungslücke, die vom osttripolitanischen Misurata bis in die Gegend von Tripolis reicht. Eine Erklärung dieses sonderbaren zoogeographischen Verhaltens ist unmöglich.

Noch weiter entfernt von den ostmediterranen und atlantischen Lebensräumen der *arthrodeiden Erodiini* taucht plötzlich an den Küsten des indischen Ozeans ein dritter Stamm dieser Gruppe auf, dessen Verbreitungsgebiet ziemlich geschlossen, von den arabischen und afrikanischen Küsten des Bab-el-Mandeb (*Bulbulus*) über die ostarabischen und südpersischen Küsten (*Capricephalius*) in das indische Belutschistan (*Spyrathus*) reicht und nochmals reliktär an den Küsten Hinterindiens (Mulmein, Pegu: *Spyrathus*) in Erscheinung tritt. Dieses Verbreitungsbild ist für viele andere aptere Tenebrioniden, besonders *Tentyriini*

[1]) Über die Tendenz vieler apterer Tenebrioniden, das Kalkgebiet des Gebel Barka, bei vom Osten kommender Migrationsrichtung, zu umgehen, siehe Koch, Mitt. Münchn. Ent. Ges. XXIX. 1939. 226 und Mem. Soc. Ent. Ital. XIX. 1940, 153.

charakteristisch (*Mesostena*, *Oxycara*, *Capnisiceps* etc.) und unterstreicht die Faunen-Identität der Küsten des Roten Meeres mit jener der nahöstlichen Küstengebiete des Indischen Ozeans.

Zusammenfassend drückt sich die ökologische Valenz der *arthrodeiden Erodiini* in folgenden Verbreitungstendenzen aus: ihre Verbreitung erfolgt in zonarer, west-östlicher Richtung und erstreckt sich von den Canarischen Inseln bis nach Hinterindien. Weder auf den Canarischen Inseln, noch in Indien finden sich andere Vertreter der *Erodiini*; sie sind streng an die afrikanischen Küsten und küstennahen Steppen des Atlantischen Ozeans, des östlichen Mittelmeeres und an die Küsten des nahöstlichen Teiles des indischen Ozeans gebunden. Eine einzige Gattung, *Leptonychus*, führt eine kontinentale Lebensweise in der westlichen Sahara; ihre nord-südliche Verbreitungsrichtung bewegt sich zwischen dem 35. Breitenkreis und den Grenzgebieten der paläarktischen und der abessinisch-orientalischen Faunenregion.

2) **Erodioide Erodiini:** ohne apikale Epipleuralschwiele. Sie zerfallen in mehrere morphologisch begründete Gruppen, die sich mit geographischen Verbreitungskreisen decken:

a) mit Vorderschienenbewimperung.
  aa) mit doppelt gekielter Flügeldeckenspitze (Fig. 1 u. 2).
    aaa) Flügeldeckenspitze überwölbt, wie bei den *arthrodeiden Erodiini* (Fig. 2): 1. Gruppe (*Arthrodibius* und *Apentanodes*).
    bbb) Flügeldeckenspitze vorgestreckt (Fig. 1): 2. Gruppe (*Foleya*, *Piestognathus* und *Erodius*).
  bb) mit einfach gekielter Flügeldeckenspitze (Fig. 3).
    aaa) ohne Schulterbeule: 3. Gruppe (*Arthrodosis*, *Amozoum*, *Diaphanidus*).
    bbb) mit Schulterbeule: 4. Gruppe (*Eriodontes*).
b) ohne Vorderschienenbewimperung.
  aa) mit außen konkaven Mandibeln.
    aaa) mit Augenleiste: 5. Gruppe (*Diodontes*, *Arthrodion*).
    bbb) ohne Augenleiste: 6. Gruppe (*Amnodeis*) und 7. Gruppe (*Anodesis*).

[2]) Über die Verbreitung des Rassenkreises des *Arth. rotundatus* Sol siehe Koch, Pubbl. Mus. Pietro Rossi, Duino II. 1937. 44 (Sep.). Als westlichster Punkt des Verbreitungsgebietes dieser Art wird Misurata marina genannt.

bb) mit außen konvexen Mandibeln: 8. Gruppe (*Histeromorphus*, *Histeromimus*, *Ammodoides*, *Somalammodes*).

Innerhalb dieser 8 morphologischen Gruppen lassen sich 5 gut mit denselben korrespondierende Verbreitungsgebiete mit verschiedenartigen ökologischen Tendenzen erkennen. Diese sind:

A) das weite und völlig geschlossene mediterran-saharianisch-sumerische Verbreitungsgebiet der echten *erodioiden Erodiini*, das von den Gattungen der 2. Gruppe, *Foleya*, *Piestognathus* und *Erodius* bewohnt wird. Ausschlaggebend ist das große Verbreitungsgebiet der *Erodius*, in welches in der westlichen Sahara die kleinen Areale der Gattungen *Foleya* und *Piestognathus* eingeschlossen sind.

Die *Erodius* leben entlang der Küsten des ganzen Mittelmeeres, dringen aber ebenso weit und tief, nur viel weniger in verschiedene Formen aufgespalten, in rein kontinentale Gebiete Afrikas (Sahara, Sahel, Sudan) und Asiens (Mesopotamien, Syrien, nördliches Arabien und südliches Persien) ein. Ihre Verbreitungsrichtung ist ebenso wie bei den *arthrodeiden Erodiini* west-östlich. Während sie die atlantischen Küsten des nördlichen Afrikas bis in das Senegalgebiet besiedeln, setzt ihre Ausbreitung an den östlichen Küsten Afrikas bereits in der südlichen Hälfte des Roten-Meer-Gebietes aus. Nur in den Zonen des nördlichen Roten Meeres und des nördlichen Teiles des Golfes von Persien berühren sie Küsten, die vom Indischen Ozean bespült werden. Sie sind ausgesprochene Dünentiere.

B) das eigenartige, in nord-südlicher Richtung sich ausbreitende, ebenfalls in sich völlig geschlossene Verbreitungsgebiet der 1. Gruppe, der die beiden, in der Körperform an die *arthrodeiden Erodiini* anschließenden Gattungen *Apentanodes* und *Arthrodibius* (beide wahrscheinlich nur eine einzige Gattung verkörpernd) angehören. Dieses Gebiet erstreckt sich über die ganze sumerische Provinz östlich bis nach Südpersien (Bushire), westlich aber bis an die Mittelmeerküste Syriens, ja selbst auf die ostmediterranen Inseln Rhodos, Cypern und Kreta (*globosus* Rche. und *reductepleuralis* Koch) übergreifend und zieht sich über Arabien nach dem Süden, über die Meerenge des Bab-el-Mandeb den afrikanischen Kontinent betretend und nimmt auf diesem die Somaliländer, Abessinien (?) und Nubien (?) ein. Dieses Verbreitungsbild einer ursprünglich sumerischen Gruppe, welche über Arabien und das Bab-el-Mandeb ostafrikanischen Boden